

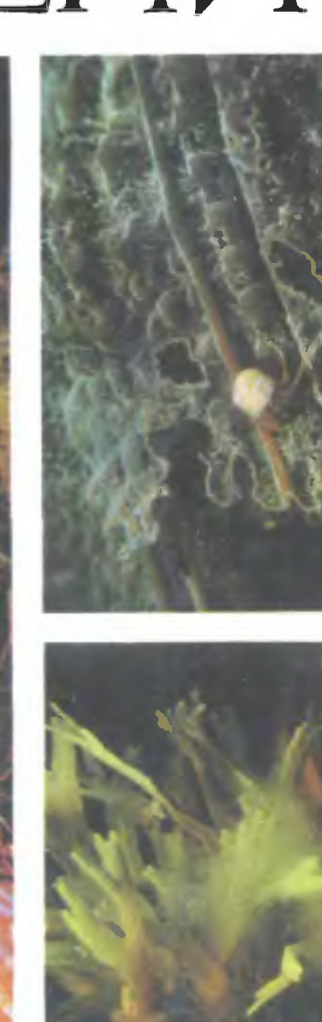
3 ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ



ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ











3

ИНДЕКС
РУС LAT

СОДЕРЖАНИЕ

ТАБЛИЦЫ

3 ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ



ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

В ШЕСТИ ТОМАХ

Главный редактор
член-корреспондент АН СССР,
профессор Ал. А. ФЕДОРОВ

58
Ж71

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

член-корреспондент АН СССР
Ал. А. ФЕДОРОВ
(гл. редактор)
академик АН СССР
А. Л. КУРСАНОВ
академик АН СССР
А. Л. ТАХТАДЖЯН
академик АН СССР
Н. В. ЦИЦИН
академик ВАСХНИЛ
П. М. ЖУКОВСКИЙ
члены-корреспонденты АН СССР
М. В. ГОРЛЕНКО
Н. А. КРАСИЛЬНИКОВ
профессора:
М. М. ГОЛЛЕРБАХ
А. А. УРАНОВ
А. А. ЯЦЕНКО-ХМЕЛЕВСКИЙ
кандидат биологических наук
С. Г. ЖИЛИН

Ж $\frac{60501 - 382}{103(03) - 77}$ Подписное

© Издательство «Просвещение», 1977 г.

ТОМ ТРЕТИЙ

ВОДОРОСЛИ ЛИШАЙНИКИ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ
профессора
М. М. ГОЛЛЕРБАХА

МОСКВА «ПРОСВЕЩЕНИЕ» 1977

АВТОРЫ НАСТОЯЩЕГО ТОМА:

Доктора биологических наук

М. М. ГОЛЛЕРБАХ, А. М. МАТВИЕНКО, И. И. НИКОЛАЕВ, Ю. Е. ПЕТРОВ, В. Е. СЕМЕНЕНКО, Х. Х. ТРАСС, Э. А. ШТИНА.

Кандидаты биологических наук

К. Л. ВИНОГРАДОВА, М. Г. ВЛАДИМИРОВА, З. И. ГЛЕЗЕР, Н. С. ГОЛУБКОВА, Т. В. ДОГАДИНА, Э. Г. КУКК, И. В. МАКАРОВА, Г. М. МОРДВИНЦЕВА, Л. А. РУНДИНА, Т. А. САФОНОВА, Т. В. СЕДОВА, И. В. ТАБАЧНИКОВА.

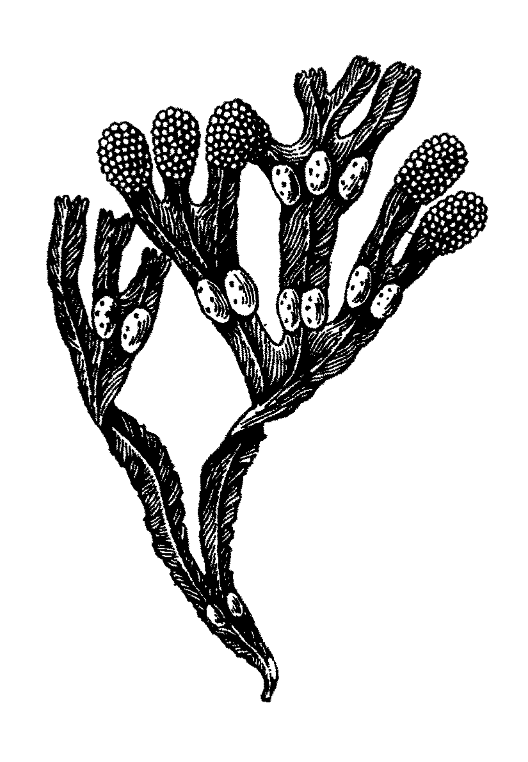
Титульное редактирование провел

М. М. ГОЛЛЕРБАХ.

В томе использованы фотографии

Ю. Ф. Астафьева, Л. И. Волошко, С. И. Генкала, З. И. Глезер, Н. И. Караевой, Ю. Б. Королева, Г. В. Кузина, И. В. Макаровой, В. И. Михайлова, А. И. Прошкиной-Лавренко, А. И. Рогова, И. И. Стрельниковой, В. А. Федоровой.

ВОДОРОСЛИ



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОРОСЛЕЙ

ВОДОРОСЛИ И ИХ ОТЛИЧИЕ ОТ ДРУГИХ РАСТЕНИЙ

Мир водорослей огромен. Он занимает в растительном царстве совершенно особое, исключительное по своему значению место как в историческом аспекте, так и по той роли, которая принадлежит ему в общем круговороте веществ в природе. Вместе с тем само понятие «водоросли» в научном отношении страдает большой неопределенностью. Это заставляет специально рассмотреть отличие относимых сюда растительных организмов от других представителей растительного царства.

Действительно, слово «водоросли» означает лишь то, что это — растения, живущие в воде. Однако в ботанике этот термин применяется в более узком смысле, и не все растения, наблюдаемые нами в водоемах, с научной точки зрения можно называть водорослями. С другой стороны, именно водоросли мы часто попросту не замечаем в водоемах, так как очень многие из них нелегко распознать невооруженным глазом.

Приглядываясь к различным водоемам, особенно к озерам и прудам, мы прежде всего замечаем благодаря величине и обилию семенные, или цветковые, растения. В каком-нибудь старом, запущенном пруду мы обязательно встретим тростник, камыш, рогоз, которые растут в воде у берегов, прикрепляясь корнями к дну пруда, а большую часть стебля с листьями и цветками выставляя над водой. Несколько далее от берега можно найти растения с плавающими на поверхности воды листьями и только слегка выступающими над водой цветками, например белые кувшинки или желтые кубышки. Нередко вся поверхность прудов бывает сплошь затянута плавающими мелкими зелеными пластинками ряски. Наконец, весьма многочисленны растения, целиком погруженные в воду. Некоторые из них прикреплены ко дну, как, например, большинство рдестов, водяная чума и уруть; другие с дном не связаны — таковы пузырчатка и роголистник. Все эти растения, как бы они ни отличались друг от друга, являются семенными, или цветковыми, хотя некоторые из них почти никогда не цветут и не образуют семян, размножаясь преимущественно вегетативно. К этим растениям научный термин «водоросли» неприменим, их называют водяными растениями.

Кроме семенных водяных растений, в водоемах можно встретить и представителей высших споровых растений — мхов и папоротникообразных. Большинство мхов — влаголюбивые растения, но типично водяных, растущих погруженными в воду, среди них не так много. Один из наиболее известных — мох фонтиналис, образующий в воде прудов и рек обширные темно-зеленые дерновины из стеблей, покрытых крупными (до 8 *мм*) листьями. Из водяных папоротникообразных можно отметить растущий вблизи берегов водяной хвощ с характерными мутовками боковых веточек и плавающий на поверхности воды водяной папоротник сальвинию, встречающуюся у нас местами в средней полосе СССР, преимущественно в речных заводях. Сальвиния — маленькое изящное растение, оно имеет горизонтальный стебель с двумя рядами овальных плавающих листьев и отходящими книзу видоизмененными листьями, рассеченными на отростки, похожие на корни.

Наконец, продолжая наш обзор какого-нибудь водоема, мы можем заметить и настоя-

щие водоросли. К ним относятся, например, крупные зеленые скопления так называемой тины, плавающей в летнее время вблизи от поверхности воды в прудах и затишливых местах рек и озер. Разнообразные зеленые и сине-зеленые пленки и войлочные или ватообразные наросты на камнях, бревнах и сваях также образованы водорослями. В летнее время вода в прудах часто бывает окрашена в зеленоватый цвет, и если зачерпнуть ее стаканом, то на просвет можно заметить в ней мельчайшие водоросли в форме плавающих точек, хлопьев или шариков. Здесь же нередко встречаются и более крупные водоросли, состоящие из хорошо заметных на глаз простых или ветвящихся нитей, или совсем крупные харовые водоросли, внешне похожие на хвощ, с характерными мутовками боковых побегов.

С другой стороны, значительное количество микроскопических водорослей, таких же, как в водоемах, произрастает и на суше: на поверхности почвы и в самой ее толще, на деревьях, камнях и т. п. Правда, жизнь этих водорослей тоже тесно связана с водой, однако они могут довольствоваться только атмосферной или грунтовой влагой, росой, брызгами водопадов или фонтанов и т. п. В отличие от «водных» водорослей эти «сухопутные» водоросли легко переносят высыхание и очень быстро оживают при малейшем увлажнении.

Чем же все эти растения, объединяемые понятием «водоросли», отличаются от других растений? Очевидно, научная характеристика водорослей должна учитывать не только среду их обитания, но и основные, общие для них морфологические и физиологические признаки.

В морфологическом отношении для водорослей наиболее существенным и действительно всеобъемлющим признаком является отсутствие, даже при весьма сложной внешней расчлененности тела, настоящих стеблей, листьев и корней, типичных для высших растений. Их тело обозначается как слоевище, слоевцо, или таллом. Иными словами, в царстве растений водоросли относятся к обширному подцарству низших, или слоевцовых, растений, куда входят также бактерии, актиномицеты, слизевики, грибы и лишайники. Как и все низшие растения, водоросли размножаются или вегетативно, или с помощью спор, т. е. относятся к споровым растениям (в отличие от семенных, или цветковых, растений). Однако в физиологическом отношении водоросли резко отличаются от остальных низших растений наличием хлорофилла, благодаря которому они способны ассимилировать на свету углекислый газ, т. е. питаться фототрофно. Правда, такой же способностью обладают и некоторые бактерии, имеющие зеленую окраску. Однако содержащийся в них пигмент хоть и близок к хлорофиллу, но не тождествен ему. С другой стороны, имеются водоросли, вполне типичные по строению, но бесцветные, вторично утратившие хлорофилл и тогда уже полностью питающиеся гетеротрофно. Кроме того, многим водорослям, обладающим хорошо развитым хлорофиллом, помимо фототрофного, могут быть свойственны и другие типы питания. Тем не менее, несмотря на все эти исключения, сочетание талломного (слоевцового) строения с наличием хлорофилла достаточно полно характеризует растительные организмы, объединяемые как водоросли.

Таким образом, исходя из сказанного, легко вывести точное научное определение водорослей. Водоросли — это низшие, т. е. слоевцовые (лишенные расчленения на стебель и листья), споровые растения, содержащие в своих клетках хлорофилл и живущие преимущественно в воде. Такое определение, однако, не дает представления о том огромном разнообразии в строении тела, которое свойственно водорослям. Здесь мы встречаемся и с микроскопическими организмами — одноклеточными, колониальными и многоклеточными, и с крупными формами различного строения. Большого многообразия достигают здесь также способы размножения и строение органов размножения. Даже по окраске водоросли неодинаковы, так как одни содержат только хлорофилл, другие — еще ряд дополнительных пигментов, окрашивающих их в различные цвета.

Точный учет всех особенностей в строении, размножении и развитии водорослей привел современную науку к убеждению, что ныне живущие водоросли не представляют собой монолитной группы организмов, объединенных единством строения и происхождения. В настоящее время общепризнано, что водоросли представляют собой совокупность нескольких обособленных отделов (типов) растений, самостоятельных по своему происхождению и эволюции. Каждый из них в систематическом отношении равноценен таким отделам низших растений, как, например, бактерии или грибы.

Таким образом, термин «водоросли», столь обычный еще в науке и в общежитии, имеет исключительно биологический смысл, как объединение низших хлорофиллоносных растений, живущих преимущественно в воде.

Разделение водорослей на систематические группы (таксоны) высшего ранга — отделы (Divisio, Phylum) — в основном совпадает с характером их окраски, связанной, конечно, с особенностями строения. Однако относительно количества и объема этих отделов в научной литературе нет единства взглядов. В настоящем издании мы принимаем классификацию, наиболее широко распространенную в советской

научной литературе, а именно деление водорослей на 10 отделов. Приводим их перечень с соблюдением общепринятой русской и латинской научной номенклатуры:

1) сине-зеленые водоросли — Cyanophyta;
2) пирофитовые водоросли — Pyrrophyta;
3) золотистые водоросли — Chrysophyta;
4) диатомовые водоросли — Bacillariophyta;
5) желто-зеленые водоросли — Xanthophyta;
6) бурые водоросли — Phaeophyta;
7) красные водоросли — Rhodophyta;
8) эвгленовые водоросли — Euglenophyta;
9) зеленые водоросли — Chlorophyta;
10) харовые водоросли — Charophyta.

В научной литературе до сих пор продолжаются споры о положении в общей системе, с одной стороны, сине-зеленых водорослей и, с другой стороны, всех тех водорослей, которые представлены одноклеточными подвижными формами, снабженными органами движения — жгутиками (это почти все эвгленовые водоросли, бóльшая часть пирофитовых и золотистых водорослей и отдельные классы желто-зеленых и зеленых водорослей).

Действительно, сине-зеленые водоросли резко отличаются от других водорослей простотой внутренней организации клеток. Клетки их лишены оформленного ядра, что сближает их с бактериями. Вместе с бактериями сине-зеленые водоросли составляют раздел организмов, обозначаемый как прокариоты (Prokaryota), т. е. «доядерные», в отличие от всех остальных растений и животных, обладающих оформленным клеточным ядром и обозначаемых как эукариоты (Eukaryota), т. е. «истинно ядерные». Некоторые авторы придают этому признаку основное таксономическое значение и объединяют сине-зеленые водоросли с бактериями, т. е. вообще исключают их из числа собственно водорослей.

Что же касается жгутиковых форм водорослей, то здесь вопрос осложняется тем, что они во многих случаях близки к подобным же бесцветным формам, что дало повод для объединения всех их в общую систематическую группу «жгутиковых организмов» и включения в систему животного мира. Такая тенденция сохранилась и до сих пор. В современной зоологической систематике жгутиковые рассматриваются как один из классов — жгутиконосцы (Mastigophora, или Flagellata) типа одноклеточных животных — простейших (Protozoa), а в пределах этого класса окрашенные жгутиковые объединяются в подкласс растительные жгутиконосцы (Phytomastigina), бесцветные — в подкласс животные жгутиконосцы (Zoomastigina).

Не вдаваясь здесь в разбор как первого, так и второго вопроса (это уместнее сделать после описания всех водорослей), отметим только, что мы не можем принять указанные крайние точки зрения. Дело в том, что в процессе эволюции возникновение хлорофилла у первичных бесцветных гетеротрофных организмов было настолько существенным переломным моментом, что только его и можно считать началом той богатейшей эволюции, которая привела к созданию биосферы на Земле в ее современном выражении. И трудно допустить, что такое сложное и уникальное органическое соединение, как хлорофилл, давшее организмам возможность фототрофного питания, т. е. совершенно новой энергетики жизненных процессов, основанной на утилизации солнечной энергии, могло возникать многократно на разных этапах эволюции. С этих позиций мир водорослей как первичных фототрофных организмов един и целостен. Морфологическое многообразие его различных ветвей есть следствие эволюционного взрыва, вызванного появлением фотосинтеза, который обеспечил хлорофиллоносным организмам успешное развитие в чисто абиотической среде. Учитывая особенности строения клеток сине-зеленых водорослей, следует думать, что возникновение хлорофилла произошло еще на прокариотическом уровне, а наличие в настоящее время сходных хлорофиллоносных и бесцветных эукариотических жгутиковых форм обусловлено морфологическим параллелизмом эволюционного развития в разных ветвях организмов. Во всяком случае, у водорослей подобное явление морфологического параллелизма распространено очень широко (например, строение в пределах Chlorophyta, Xanthophyta и Chrysophyta). Такая точка зрения хорошо подтверждается еще и тем, что в пределах большинства вышеперечисленных отделов водорослей жгутиковые формы тесно связаны переходами с другими, типично «водорослевыми» структурами — неподвижными клетками, колониями и нитями. С другой стороны, в пределах некоторых отделов имеются и безусловно вторично обесцветившиеся формы.

Таким образом, у нас нет оснований отказываться от рассмотрения водорослей как морфофизиологической целостности, от выяснения их многообразия в целом, происхождения и взаимных филогенетических связей. Точно так же с этих позиций целостности хорошо выявляются место и роль водорослей в природе: в историческом плане они представляют собой первый этап в развитии всего зеленого ствола растительного мира, а в общем круговороте веществ в природе играют огромную роль как первичное звено всех пищевых связей в водной среде и гигантский поставщик кислорода в атмосферу.

Изучение всех этих вопросов составляет предмет особой науки — альгологии (от латинского названия водорослей — algae).

СПОСОБЫ ПИТАНИЯ ВОДОРОСЛЕЙ И ДРУГИХ ХЛОРОФИЛЛОНОСНЫХ РАСТЕНИЙ

Несмотря на удивительное многообразие жизненных форм растений, подавляющее большинство из них объединяет уникальная особенность, которая определяется способом их питания. В отличие от животных организмов и многих бактерий, использующих для своей жизнедеятельности готовые органические соединения, у растений выработалась в ходе эволюции способность использовать для питания такие полностью окисленные вещества, как углекислота и вода, и создавать на их основе органические соединения. Процесс этот осуществляется в природе за счет энергии солнечного света и сопровождается выделением кислорода. Использование световой энергии для биологических синтезов стало возможно благодаря появлению у растений комплекса поглощающих свет пигментов, главнейшим из которых является хлорофилл. Процесс светового и углеродного питания растений получил название фотосинтеза и в общем виде может быть записан следующим суммарным уравнением:

$$6CO_2 + 12H_2O \xrightarrow[\text{хлорофилл}]{\text{свет}} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + $$
$$+ 6O_2 + 2\,815\,680\ \textit{Дж}.$$

Из уравнения видно, что на каждые 6 грамм-молекул углекислоты и воды синтезируется грамм-молекула глюкозы ($C_6H_{12}O_6$), выделяется 6 грамм-молекул кислорода и накапливается 2 815 680 *Дж* энергии. Таким образом, функция фотосинтеза растений является, по существу, биохимическим процессом преобразования световой энергии в химическую.

Водоросли, уже простейшие из них — сине-зеленые, являются первыми организмами, у которых появилась в процессе эволюции способность осуществлять фотосинтез с использованием воды в качестве источника (донора) водорода и выделением свободного кислорода, т. е. процесс, свойственный всем другим водорослям, а за ними и высшим растениям.

Осуществляемый растениями в грандиозных масштабах процесс преобразования энергии света в химическую энергию продуктов фотосинтеза является практически единственным «руслом», через которое «вливается» в биологически приемлемой форме энергия, необходимая для поддержания жизни и круговорота веществ в биосфере нашей планеты. Именно поэтому выдающийся русский естествоиспытатель К. А. Тимирязев говорил о «космической роли зеленых растений». О размерах фотосинтетической деятельности растений в планетарном масштабе можно судить по тому, что весь кислород атмосферы Земли имеет, как сейчас доказано, фотосинтетическое происхождение. Залежи каменного угля представляют собой своеобразный «запас» некогда преобразованной в результате фотосинтеза растений солнечной энергии, складированный в определенные геологические эпохи.

Второй особенностью питания водорослей и других фотосинтезирующих растений, не менее важной, хотя и не такой специфичной, как фотосинтез, является их способность усваивать азот, серу, фосфор, калий и другие минеральные элементы в виде ионов минеральных солей (NO_3^-, SO_4^{--}, PO_4^{---}, K^+ и др.) и использовать их для синтеза таких важнейших компонентов живой клетки, как аминокислоты, белки, нуклеиновые кислоты, макроэргические соединения, вещества вторичного обмена (алкалоиды, терпены, фенольные соединения, различные витамины, фитогормоны и др.). Среди сине-зеленых водорослей имеются формы, способные осуществлять процесс фиксации свободного азота атмосферы и превращать его в органические азотистые вещества своего тела.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Каким же образом возник процесс фотосинтеза? Что ему предшествовало и к каким последствиям привело появление этого процесса на Земле?

Согласно общепризнанной в настоящее время эволюционной теории происхождения и развития жизни, которая более 50 лет назад была сформулирована А. И. Опариным, первичные, способные к самовоспроизводству живые образования возникли в результате абиогенной химической эволюции. Будучи окруженными близкими по составу, но еще неживыми органическими соединениями, эти первичные существа могли осуществлять в бескислородной среде анаэробный гетеротрофный тип питания с помощью небольшого набора ферментов. Постепенное истощение и деградация органических веществ, синтезированных абиогенным путем, сопровождались накоплением все более окисленных соединений, вплоть до появления наиболее бедного энергией соединения углерода — углекислоты. Это влекло за собой необходимость все большего и большего совершенствования и усложнения ферментативного аппарата, необходимого для ассимиляции все более окисленных веществ. В этих условиях, которые все еще характеризовались отсутствием

в среде кислорода, вполне вероятно возникновение первичных автотрофных организмов, которые осуществляли восстановление углекислоты за счет химической энергии, полученной из минеральных веществ. Такой тип питания получил название хеморедукции. Среди современных организмов известна группа сульфатредуцирующих микроорганизмов, которые восстанавливают сульфаты до сероводорода, используя для этой цели молекулярный водород.

Появление в этот период, который характеризовался сильно восстановительными условиями среды, светпоглощающих пигментов-фотосенсибилизаторов привело, очевидно, к замене химической энергии в процессах хеморедукции на световую. Возник простейший тип фотоавтотрофного питания, который получил название фоторедукции и бактериального фотосинтеза. Такой тип питания осуществляют современные фототрофные бактерии — пурпурные серобактерии (Thiorhodaceae) и зеленые серобактерии (Chlorobacteriaceae), у которых роль пигмента-фотосенсибилизатора выполняет бактериохлорофилл и которые являются строгими анаэробами. Пурпурные и зеленые серобактерии восстанавливают углекислоту за счет энергии света, используя в качестве Н-донора сероводород (H_2S):

$$6CO_2 + 12H_2S \xrightarrow[\text{бактериохлорофилл}]{\text{свет}} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 12S$$

Представленное итоговое уравнение бактериального фотосинтеза (фоторедукции) очень напоминает, как мы видим, приведенное выше суммарное уравнение фотосинтеза хлорофиллоносных растений. В результате сравнительного анализа Ван-Ниль показал, что оба эти процесса могут быть записаны в общем виде одним итоговым уравнением:

$$CO_2 + 2H_2A \xrightarrow[\text{пигмент}]{\text{свет}} (CH_2O) + H_2O + 2A,$$

где H_2A — донор водорода, в качестве которого фотосинтезирующие бактерии используют сероводород, а остальные растения — воду. Вода является более окисленным соединением по сравнению с сероводородом. Использование ее в качестве донора водорода связано с необходимостью дополнительной затраты энергии и стало возможно благодаря дальнейшему совершенствованию фотохимического аппарата, которое состояло в появлении у растений (начиная с сине-зеленых водорослей) хлорофилла (вместо бактериохлорофилла) и дополнительной фотохимической системы, так называемой «фотосистемы II».

Использование воды в качестве донора водорода привело к тому, что в процессе фотосинтеза стал выделяться кислород, что, в свою очередь, ознаменовало переход от анаэробной к аэробной жизни на нашей планете.

На эволюционную связь фоторедукции и фотосинтеза может указывать способность ряда сине-зеленых, зеленых, красных и бурых водорослей обратимо переходить к фоторедукции при переводе их в анаэробные условия в атмосферу водорода.

Таким образом, фотоавтотрофный тип питания и фотосинтез возникли в процессе эволюции как «надстройка» над первичным гетеротрофным типом питания. Появление на Земле фотосинтеза было обусловлено всем ходом предшествовавшей биологической эволюции и явилось поворотным пунктом в переходе от анаэробного к аэробному типу обмена веществ.

Рассмотренная схема дает представление лишь об общих чертах эволюции фотосинтеза и является в значительной степени гипотетической. Многие этапы эволюции фотосинтеза и тем более ее детали остаются неясными, ряд моментов по-разному интерпретируется учеными.

Неясным, например, остается вопрос о происхождении хлоропластов высших растений. Существует точка зрения об эндосимбиотическом их происхождении в результате «захвата» первичных фотосинтезирующих организмов, типа современных сине-зеленых водорослей, гетеротрофным организмом. На такую возможность указывает определенная генетическая автономность хлоропластов, а также подобие их ДНК, ряда важнейших ферментов, свойств рибосом и ряда РНК таковым у прокариотических организмов, в частности сине-зеленых водорослей. Вместе с тем имеется и определенная генетическая подчиненность хлоропласта ядерному геному, что может указывать на «прямую» эволюцию фотосинтетического аппарата современных растений от первичных фотосинтезирующих организмов. Все эти вопросы требуют дальнейшего детального изучения механизмов, молекулярной организации, генетического контроля и физиологических свойств фотосинтеза и его аппарата.

СТРОЕНИЕ И МОЛЕКУЛЯРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА

Фотосинтетический процесс преобразования световой энергии протекает в клетках растений в специализированных мембранных структурах. У высших растений и эукариотических водорослей эти мембранные структуры локализованы в особых органеллах — хлоропластах. У про-

кариотических сине-зеленых водорослей они располагаются непосредственно в цитоплазме.

Мембраны фотосинтетического аппарата имеют общий с другими биологическими мембранами принцип строения и состоят из липидов и белков. Отличительной особенностью этих мембран является то, что в них «встроены» молекулы хлорофилла и других сопровождающих пигментов, которые поглощают свет и обеспечивают передачу энергии электронного возбуждения «активному центру» и в фотосинтетическую цепь переноса электрона.

Изучение хлоропластов с помощью электронного микроскопа показало, что мембранная система имеет здесь дифференцированную, очень сложную, но четко упорядоченную структуру, которая различается у разных растений характером упаковки и степенью ее выраженности. Мембранная система погружена в строму (или матрикс) хлоропласта, в которой локализованы ферменты, связанные с восстановлением углекислоты и синтезом углеводов. Существенным обстоятельством является то, что в хлоропластах, кроме систем, непосредственно участвующих в осуществлении процесса фотосинтеза, имеется также собственная (отличная от ядерной) ДНК, рибосомы и другие компоненты белоксинтезирующих систем. Для хлоропластов многих водорослей характерно также наличие специфического образования — пиреноида, функциональная роль которого остается неясной. Хлоропласты способны к делению и имеют чрезвычайно разнообразную форму у разных водорослей.

ПИГМЕНТЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА

Способность растений осуществлять фотосинтез связана с наличием у них пигментов. Главнейшим из них является магнийсодержащий порфириновый пигмент — хлорофилл.

В природе встречается пять разных типов хлорофилла, которые незначительно различаются по своей молекулярной структуре. Хлорофилл *a* присутствует у всех водорослей и высших растений; хлорофилл *b* — у зеленых, харовых и эвгленовых и у высших растений; хлорофилл *c* — у бурых водорослей, золотистых, диатомей и динофлагеллат; хлорофилл *d* — у красных водорослей; хлорофилл *e* обнаружен лишь однажды, по-видимому, это хлорофилл *c*; наконец, различные виды бактериохлорофилла — у фотосинтезирующих бактерий. Для сине-зеленых и красных водорослей характерно наличие билипротеинов: фикоцианина и фикоэритрина. Наиболее хорошо изучен хлорофилл *a*. Молекула его состоит из четырех пиррольных колец, с азотом которых связан атом магния, а к одному из колец присоединен одноатомный ненасыщенный спирт фитол.

Молекула хлорофилла встроена в мембрану — погружена гидрофобной фитольной цепью в ее липидную часть. Чистый раствор хлорофилла *a* имеет максимум поглощения при 663 *нм*. В интактной, неповрежденной, нормально функционирующей клетке хлорофилл характеризуется еще максимумами поглощения при 672 и

Таблица I

Распространение в растительном мире хлорофиллов и билипротеинов

Подразделения	Хлорофилл					Бактериохлорофилл				Билипротеины	
	a	b	c	d	e	a	b	c	d	фикоцианин	фикоэритрин
Бактерии											
Зеленые серобактерии (Chlorobacteriaceae)	—	—	—	—	—	—	—	+	+		
Серные пурпурные бактерии (Thiorhodaceae)	—	—	—	—	—	+	+	—	—		
Несерные пурпурные бактерии (Athiorhodaceae)	—	—	—	—	—	+	+	—	—		
Водоросли											
Сине-зеленые (Cyanophyta)	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Эвгленовые (Euglenophyta)	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Зеленые (Chlorophyta)	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Красные (Rhodophyta)	+	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+
Пирофитовые (Pyrrophyta)	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Золотистые (Chrysophyta)	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Желто-зеленые (Xanthophyta)	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Бурые (Phaeophyta)	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Диатомовые (Bacillariophyta)	+	+	—	—	—	—	—	—	—		
Харовые (Charophyta)	+	+	—	—	—	—	—	—	—		
Высшие растения	+	+	—	—	—	—	—	—	—		

683 *нм*. Высокая эффективность поглощения света хлорофиллами обусловлена наличием в их молекуле большого числа сопряженных двойных связей.

Большинство выделяющих кислород фотосинтезирующих клеток содержат два разных хлорофилла, одним из которых всегда является хлорофилл *a*; другим же, как видно из таблицы, у разных растений являются разные хлорофиллы (*b*, *c*, *d*); в некоторых случаях вместо второго хлорофилла в клетке содержатся билипротеины. Дополнительными рецепторами световой энергии являются также входящие в состав фотосинтетических мембран желтые пигменты — каротиноиды. Они отличаются от хлорофилла по положению максимумов поглощения и используют непоглощаемую хлорофиллом часть видимого спектра. Предполагают также, что каротиноиды выполняют защитную функцию, предотвращая распад хлорофилла под действием молекулярного кислорода.

С помощью тонких методов спектроскопии в составе фотосинтезирующих клеток обнаружен находящийся в очень небольшом количестве пигмент с максимумом поглощения при 700 *нм*. Этот пигмент получил название пигмента P_{700}. Он отличается тем, что легко обесцвечивается под влиянием света и сильных окислителей. Полагают, что пигмент P_{700} локализован в «активных центрах», представляет собой специализированную форму хлорофилла и выполняет роль «ловушки» квантов энергии, поступающих от основной массы молекул хлорофилла, функционирующих как «антенна» или своеобразный «сборщик» квантов света.

МЕХАНИЗМ ФОТОСИНТЕЗА

Преобразование энергии света в химическую энергию продуктов фотосинтеза представляет сложную цепь взаимосвязанных реакций, в которых участвуют многие соединения и структурные компоненты хлоропласта.

Цепь реакций, составляющих процесс фотосинтеза, можно разбить на три основные стадии:

1. Фотофизическая стадия поглощения квантов света пигментами, превращение энергии света в пигментных структурах и передача поглощенной световой энергии «активному центру».

2. Первичные фотохимические реакции, перенос электрона в электрон-транспортной цепи фотосинтеза и сопряженные с ним процессы образования «восстановительной силы».

3. Использование «восстановительной силы» для восстановления углекислоты и синтеза углеводов.

Пигменты фотосинтетического аппарата организованы в хлоропластах растений в два функциональных ансамбля, каждый из которых связан, в свою очередь, с определенной цепью переноса электронов. Эти функциональные системы получили название пигментных систем I и II (цв. табл. 1).

Как подчеркивалось выше, специфическим свойством фотоавтотрофного питания зеленых растений является то, что для восстановления углекислоты в этом процессе в качестве донора водорода (электрона) используется вода и процесс идет с выделением кислорода. Это значит, что перепад окислительно-восстановительных потенциалов ($\Delta E_0'$), в пределах которого должен быть осуществлен перенос электрона, лежит между потенциалом кислородного электрода (E_0' для системы O_2/H_2O при pH 7 составляет $-0{,}8\,B$) и потенциалом, который близок к водородному электроду и при котором идет восстановление пиридиннуклеотида при участии ферредоксина (E_0' для системы H_2/H^+ при pH 7 составляет $+0{,}42\,B$). Таким образом, фотосинтез в интактных растениях идет в диапазоне окислительно-восстановительных потенциалов от $-0{,}8$ до $+0{,}42$ *В*, т. е. около 1,2 *В*, что соответствует увеличению свободной энергии системы (в расчете на 1 грамм-моль) на 504 000 *Дж*.

Каким же образом осуществляется за счет энергии света перенос электрона в таком диапазоне окислительно-восстановительных потенциалов? Принципиальная схема этого процесса представлена на цветной таблице 1.

Процесс фотосинтеза начинается с поглощения света хлорофиллом. Молекула пигмента, поглотившая квант света, переходит в возбужденное состояние, которое длится около 10^{-9} *сек*, после чего молекула возвращается к исходному уровню. При этом энергия возбуждения может быть потеряна в виде тепла или флуоресценции, или передана другим, «соседним» молекулам пигмента при достаточно близком их расположении.

В результате такой миграции в ансамбле молекул хлорофилла, расположенных в районе пигмента P_{700} (реакционного центра пигментной системы I) энергия возбуждения (электрон) может быть захвачена пигментом P_{700} и передана им акцептору — ферредоксину. При этом потерянный электрон (протон) восполняется у P_{700} пластоцианином и снова может быть «переброшен» за счет энергии света ферредоксину.

Аналогичная картина происходит и в пигментной системе II, у которой роль акцептора электрона выполняет пластохинон, передавая полученный электрон по электрон-транспортной цепи цитохрому *b*, цитохрому *f* и, наконец, пластоцианину. Таким образом, благодаря окис-

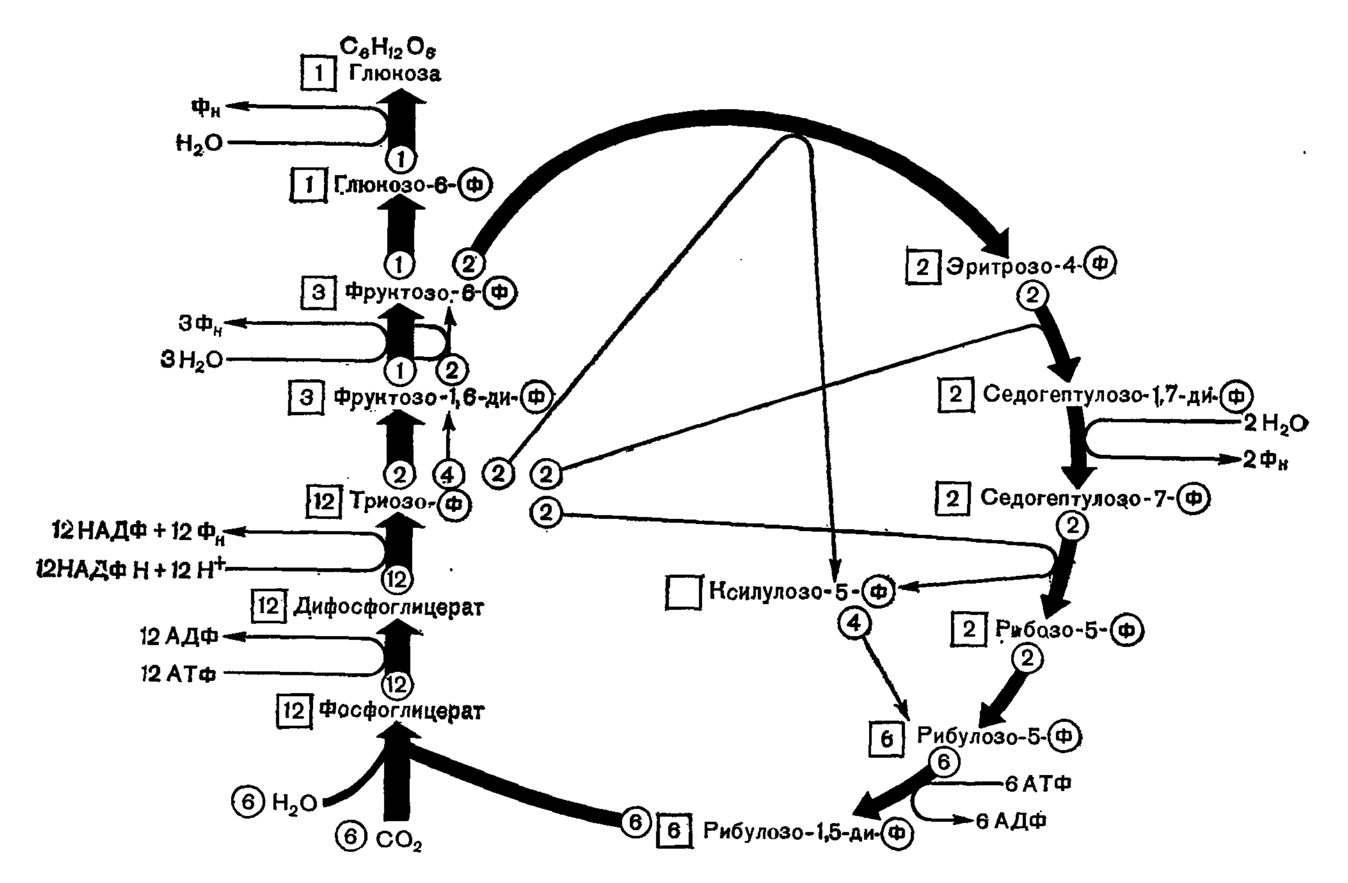


Рис. 1. Схема восстановления углерода и образования первичных продуктов фотосинтеза в растениях (пентозофосфатный восстановительный цикл углерода Кальвина).

В осуществлении процесса участвуют 13 различных ферментов. Цифры, заключенные в квадрат, обозначают число молекул, образовавшихся в предыдущих реакциях. Цифры, заключенные в кружок, обозначают число молекул, используемых в различных процессах.

лительно-восстановительным превращениям промежуточных переносчиков, осуществляется постепенное движение электрона, которое индуцировано энергией кванта света.

Следует сказать, что донором электрона для пигментной системы II является в конечном итоге система фотоокисления воды, так же как и донором протона, хотя промежуточные продукты фотоокисления воды до сих пор не удалось найти и природа промежуточного донора электрона для пигментной системы II остается неизвестной. Совершенно неясным остается также механизм выделения молекулярного кислорода.

Важным обстоятельством является то, что в процессе передачи электрона в окислительно-восстановительных реакциях электрон-транспортной цепи, а именно на этапе передачи электрона от цитохрома *b* к цитохрому *f*, происходит синтез молекул аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) из аденозиндифосфорной кислоты (АДФ) и неорганического фосфата ($Ф_н$) в результате реакции так называемого циклического фотофосфорилирования:

$$n\text{АДФ} + n\text{Ф}_\text{н} \longrightarrow n\text{АТФ} + nH_2O$$

Кроме того, благодаря участию ферредоксина происходит образование АТФ и восстановленного никотинамидадениндинуклеотида (НАДФ·Н) в реакциях нециклического фотофосфорилирования:

$$4\text{Фд}_\text{окисл.} + 2\text{АДФ} + \text{Ф}_\text{н} + 4H_2O \longrightarrow 4\text{Фд}_\text{восст.} + 2\text{АТФ} + O_2 + 2H_2O + 4H^+$$

Возникающие в результате световых реакций АТФ и НАДФ·Н получили название восстановительной или ассимиляционной силы и используются в дальнейшем в темновых реакциях фотосинтеза для восстановления углекислоты и синтеза углеводов в пентозофосфатном цикле восстановления углерода (цикле Кальвина). Этот цикл, как видно на рисунке 1, представляет собой достаточно сложную систему фермен-

тативных реакций, в результате которых происходят фиксация и восстановление CO_2 и циклическое воспроизводство первичного акцептора углекислоты — рибулозо-1,5-дифосфата.

Последующее преобразование продуктов фотосинтеза в реакциях обмена веществ, общих для гетеротрофных и автотрофных организмов, приводит к образованию аминокислот, белков, липидов, нуклеиновых кислот и других важнейших соединений живой клетки.

ФОТОТРОФНЫЙ, ГЕТЕРОТРОФНЫЙ И МИКСОТРОФНЫЙ ТИПЫ ПИТАНИЯ ВОДОРОСЛЕЙ

Фотоавтотрофный способ питания с помощью фотосинтеза по масштабам и значимости стал, как мы видели, одним из основных способов питания водорослей и других зеленых растений. В разных отделах водорослей есть виды, которые являются строгими (облигатными) фотосинтетиками. К их числу относятся, например, из сине-зеленых водорослей Anabaena cylindrica, A. variabilis, Anacystis nidulans, некоторые штаммы Nostoc muscorum и др.; из зеленых — ряд видов Chlorococcum, некоторые виды Chlamydomonas, такие виды Xanthophyta, как Polyedriella helvetica и Monodus subterranea; ряд штаммов диатомей.

Однако многие водоросли обладают способностью достаточно легко переключаться в определенных условиях с фотоавтотрофного способа питания на ассимиляцию различных органических соединений и осуществлять гетеротрофный или фотогетеротрофный тип питания или сочетать эти способы питания с фотосинтезом.

Способность к росту на органических средах в темноте или на свету в отсутствие CO_2 показана для большого числа видов, относящихся к сине-зеленым, зеленым, желто-зеленым, диатомовым и другим водорослям.

Известны также формы водорослей, которые относятся к числу ауксотрофных организмов и нуждаются в экзогенных источниках некоторых физиологически активных органических веществ, в частности в витаминах B_{12}, B_1, в биотине.

Таким образом, многие водоросли, обладая способностью осуществлять фотосинтез, не являются в то же время облигатными фотоавтотрофными организмами и отличаются высокой пластичностью и большим разнообразием типов питания.

Способность водорослей усваивать те или иные органические вещества существенным образом зависит не только от химической природы этих веществ, но и от генетических свойств штамма. Так, например, сравнительное изучение способности различных видов и штаммов хлореллы использовать для гетеротрофного роста (в темноте) такие углеводы, как глюкоза, галактоза, манноза, фруктоза, арабиноза, мальтоза, лактоза и сахароза, показало, что наилучшим источником углерода для большинства культур является глюкоза. Вместе с тем среди изученных форм хлореллы были обнаружены и такие штаммы, которые росли на галактозе значительно лучше, чем на глюкозе. Ряд штаммов эффективно использовали как глюкозу, так и галактозу. Некоторые формы использовали фруктозу примерно так же, как глюкозу, но в несколько раз хуже росли на среде с галактозой. Малопригодными в качестве источника углерода для большинства культур оказались манноза, фруктоза, лактоза и сахароза, хотя некоторые штаммы хлореллы могли использовать и эти сахара. Такое же разнообразие свойств штаммов в отношении их способности использовать различные сахара найдено и для других зеленых, а также сине-зеленых и желто-зеленых и некоторых других водорослей.

В качестве органического источника углерода для гетеротрофного роста водорослей пригодны также ацетат, пируват и некоторые другие органические кислоты, хотя степень и характер их использования, так же как и в случае ассимиляции сахаров, зависит от свойств культур.

Гетеротрофный рост водорослей в темноте идет значительно медленнее, чем автотрофный рост на свету. При освещении водорослей, культивируемых на средах, например с глюкозой, но без CO_2, наблюдается повышение скорости их роста и усвоения глюкозы. При этом культуры переходят к фотогетеротрофному типу питания, когда АТФ, возникающая в реакциях фотосинтетического фосфорилирования, используется для ассимиляции глюкозы. На примере ряда штаммов хлореллы показано, что в случае обеспечения углекислотой культур, выращиваемых на свету на среде с глюкозой, клетки водорослей могут переходить к миксотрофному типу питания. Скорость роста и продуктивность таких культур превышают скорость их роста при автотрофном питании и равна примерно сумме их продуктивности при фотогетеротрофном и автотрофном питании. Вместе с тем это, очевидно, не является общей закономерностью, и соотношение различных типов питания в клетках водорослей может существенно меняться в зависимости от физиолого-биохимических свойств культуры и особенностей организации внутриклеточных регуляторных процессов. В результате изучения путей биохимических превращений органических веществ, поглощаемых клетками разных водорослей в условиях фотогетеротроф-

ного и миксотрофного питания, а также изменения активности хлоропластных и цитоплазматических ферментов при переходе от автотрофного к указанным типам питания, сейчас начинают проясняться некоторые внутренние механизмы перестройки метаболизма водорослей при смене типов питания. В ряде случаев переход к фотогетеротрофному питанию сопряжен с индукцией дополнительных ферментных систем, участвующих в преобразовании поглощаемых клеткой органических веществ. Так, например, показана индукция изоцитратлиазы у Euglena gracilis под влиянием ацетата. У некоторых форм хлореллы найдена под влиянием сахарозы индукция инвертазы, которая расщепляет молекулу этого сахара на глюкозу и фруктозу. Активность некоторых ферментов фотосинтетического аппарата, в частности ферментов цикла Кальвина, может несколько снижаться при переходе культур водорослей к использованию органических источников углерода. Поглощаемые клетками органические вещества иногда окисляются до CO_2, которая в дальнейшем может использоваться в реакциях фотосинтеза. С другой стороны, может иметь место и прямое использование органических источников углерода: ацетата — через цикл глиоксиловой кислоты, глюкозы — через гексокиназную реакцию. Возможность прямой (не опосредованной через фотосинтез) ассимиляции углерода из органических источников показана, например, для Chlamydomonas mundata и Chlamydobotrys stellata, когда усвоение ацетата этими водорослями практически не изменялось при экспериментальном выключении фотосинтетического аппарата с помощью специфических ингибиторов фотосинтеза. Аналогичную картину наблюдали на Chlamydomonas reinhardii: фотосинтетический аппарат ингибировали с помощью рифампицина — специфического ингибитора синтеза хлоропластных РНК, а рост водорослей поддерживали с помощью глюкозы.

Помимо использования органических соединений в качестве источника углерода, водоросли способны переключаться с ассимиляции неорганического нитратного азота на усвоение органических источников азота — мочевины, амидов и некоторых аминокислот. Гетеротрофная ассимиляция азота — усвоение азота из органических соединений — неоднократно доказана для водорослей как факультативная форма азотного питания.

При этом, так же как и в случае усвоения углеводов и органических кислот, использование водорослями аминокислот существенным образом зависит от физиолого-биохимических свойств штаммов. Показано, что такие аминокислоты, как аргинин, гликокол, орнитин, могут использовать все штаммы хлореллы, в то время как аланин, аспарагин, серин, цистеин — только отдельные культуры. Лизин, валин, гистидин, метионин и триптофан приводили к подавлению роста некоторых форм водорослей.

Одной из характерных особенностей некоторых представителей сине-зеленых водорослей является их способность обходиться вообще без связанных форм азота и осуществлять фиксацию свободного азота атмосферы аналогично азотфиксирующим микроорганизмам.

Многообразие и пластичность способов питания водорослей позволяют им иметь широкие ареалы и занимать разнообразные экологические ниши.

Исследование способов питания водорослей позволило ввести многие из них в промышленную (массовую) культуру.

КЛЕТКА ВОДОРОСЛЕЙ

Клетка — основная структурная единица тела водорослей, представленных либо одноклеточными, либо многоклеточными формами. Совершенно уникальную группу составляют сифоновые водоросли: у них талломы не поделены на клетки, однако в цикле развития имеются одноклеточные стадии. Вполне очевидно, что клетка и здесь сохраняет свое значение как основной элемент, развитие и дифференциация которого приводят к формированию необычного слоевища.

Особенность одноклеточных форм определяется тем, что здесь организм состоит всего из одной клетки, поэтому в ее строении и физиологии сочетаются клеточные и организменные черты. Это наложило отпечаток на характер изменчивости одноклеточных форм, наследование признаков, образование популяций и т. д. Представляя собой автономную систему, обладающую способностью к росту и самовоспроизведению, мелкая, не видимая простым глазом одноклеточная водоросль выполняет роль своеобразной фабрики, которая добывает сырье (поглощает из окружающей среды растворы минеральных солей и углекислоты), его перерабатывает и производит такие ценные соединения, как белки, углеводы и жиры. Кроме того, важным продуктом ее деятельности считается кислород. Таким образом, она активно участвует в круговороте веществ в природе. Одноклеточ-

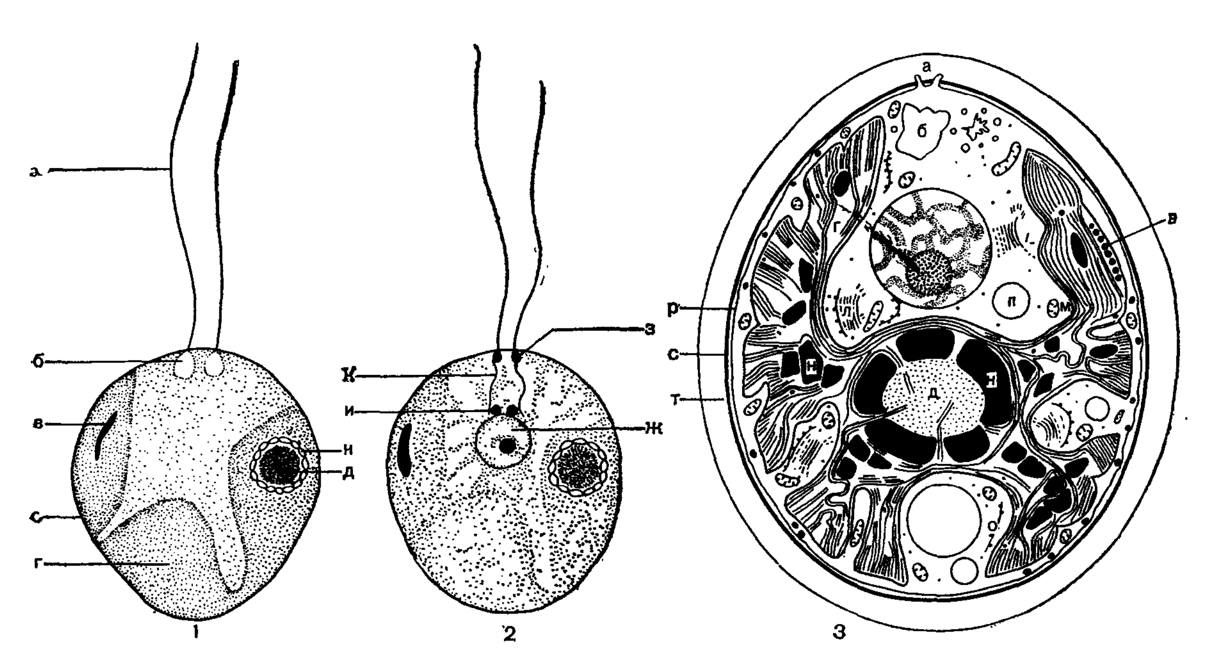


Рис. 2. Схематическое изображение клеточной организации одноклеточных зеленых подвижных водорослей при разных методах исследований:

1 — в прижизненном состоянии (световой микроскоп); *2* — после фиксации и окрашивания (световой микроскоп); *3* — по данным электронной микроскопии: *а* — жгутики, *б* — пульсирующие вакуоли, *в* — стигма, *г* — лопастной постенный хлоропласт, *д* — пиреноид, *ж* — ядро с ядрышком в центре, *з* — базальные тела, *и* — центриоль, *к* — ризопласты, *л* — диктиосома, *м* — митохондрии, *н* — крахмальные зерна, *о* — эндоплазматическая сеть, *п* — вакуоля, *р* — плазмалемма, *с* — оболочка, *т* — слизистая капсула.

ные водоросли иногда образуют временные или постоянные скопления в виде ценобиев и колоний.

Многоклеточные формы возникли после того, как клетка проделала длительный и сложный путь развития в качестве самостоятельного организма. В современных растениях сохранились следы этой истории. Переход от одноклеточного к многоклеточному состоянию сопровождался потерей индивидуальности и связанными с этим изменениями в структуре и функциях клетки. Внутри талломов многоклеточных водорослей складываются качественно иные отношения, чем между клетками одноклеточных водорослей. С возникновением многоклеточности связаны дифференцировка и специализация клеток в талломе, что следует рассматривать как первый шаг на пути становления тканей (г и с т о г е н е з) и органов (о р г а н о г е н е з). В зависимости от расположения клеток в талломе многоклеточные водоросли могут быть представлены нитчатыми или пластинчатыми формами.

Несмотря на более чем 300-летнюю историю изучения, клетка до сих пор не раскрыла всех своих тайн, так как «сцена», на которой здесь разыгрываются события, имеет микроскопические размеры, а действующие «герои» измеряются микрометрами и ангстремами. Этот миниатюрный, труднодоступный мир сказочно красив и удивительно гармоничен. Прижизненные наблюдения дают самые общие представления о клетке и ее строении. Для выявления деталей приходится прибегать к специальной обработке материала (фиксации, окрашиванию, удалению воды) и только после этого приступать к изучению в световом или электронном микроскопе (рис. 2).

Даже при беглом знакомстве с водорослями бросается в глаза чрезвычайное разнообразие как формы (шаровидные, грушевидные, яйцевидные, веретеновидные, спиралевидные, дисковидные, бочонковидные, цилиндрические и сложные, не поддающиеся краткому описанию), так и размеров (всего от долей микрометра, как у сине-зеленых, до нескольких десятков сантиметров, как у харовых) их клеток. Наибольшая пестрота картин обнаруживается у свободноживущих одноклеточных водорослей.

У водорослей, в отличие от высших растений, встречаются клетки, содержимое которых (п р о т о п л а с т) окружено лишь тонкой, порядка 100 Å, пограничной мембраной (п л а з м а л е м м о й). Такие клетки обычно называют голыми. Они не способны сохранять свою форму и постоянно находятся в метаболирующем, амебоидном состоянии. Подобного рода клетки встречаются как среди одноклеточных,

так и многоклеточных водорослей, чаще всего на стадии гамет и зооспор.

Клетки некоторых водорослей (эвгленовых, перидиней, желто-зеленых), помимо плазмалеммы, окружены кожистым, эластичным слоем, толщина которого колеблется от 80 до 250 Å. Этот слой получил название пелликулы, или перипласта. Он состоит из фибриллярного вещества, в основном полисахаридной природы (главным образом из пектоз) и имеет сложную, многослойную организацию. Клетки с тонкой пелликулой обычно очень изменчивы по форме. Только толстая, похожая на панцирь пелликула может прочно ее зафиксировать. На поверхности пелликулы иногда возникают складки, выросты в виде зубцов или утолщения, называемые чешуйками. Эти структуры в различных сочетаниях образуют самые причудливые узоры, придавая организму неповторимый облик. Но главная их функция — повышение прочности клеточного покрова.

У представителей своеобразной группы кокколитофорид, входящих в состав золотистых водорослей, пелликула снаружи окружена дополнительным слоем округлых известковых телец — кокколитов. Они лежат в слизи, выделяемой протопластом.

Иногда в пелликуле обнаруживаются особые структуры в виде блях или шестиугольников, получившие название трихоцист. Обладая способностью скручиваться и раскручиваться, нити трихоцист при определенных условиях могут мгновенно распрямляться, «выстреливая» наружу. Предполагают, что трихоцисты выполняют в клетке защитную функцию и, может быть, даже участвуют в ее передвижении.

Еще более прочным, чем пелликула, оказался клеточный покров в виде теки. У некоторых вольвоксовых и хризомонад тека напоминает причудливой формы домик, в котором находится клетка. Она лежит там свободно, занимая только часть пространства (рис. 69, *3*, *4*; 195, 196). В структурном отношении тека — сложный мембранный комплекс, а по химическому составу представляет собой углеводное соединение, в основном состоящее из галактозы, галактуроновой кислоты и арабинозы. Часто, например, у перидиниевых водорослей, на наружном слое теки появляются шестиугольной формы пластинки, покрытые множеством мелких шипиков, бородавочек и других выростов. Пластинки располагаются в строгом порядке, срастаются своими краями и минерализуются, образуя сооружение, напоминающее панцирь. В месте срастания пластинок возникают швы — единственные участки поверхности, сохранившие способность к росту. В теке имеются поры, которые служат для циркуляции веществ между клеткой и внешней средой, для выхода наружу жгутиков и трихоцист.

В делении клетки тека не участвует. Обычно возникающие внутри ее дочерние клетки (или только одна из них) выходят наружу и образуют новую теку.

Важным событием, во многом предопределившим судьбу всего последующего развития растительной клетки, следует признать появление на ее поверхности покрова в виде оболочки — сначала пектиновой, а затем и целлюлозной природы. Преимущество этого образования состоит в том, что оно удачно сочетает защитную и опорную функции с возможностью ростовых процессов и проницаемостью.

Клеточные оболочки водорослей весьма разнообразны как по своему строению, так и по химическому составу. Толщина оболочки варьирует не только от вида к виду, но даже в пределах одного вида в зависимости от возраста клетки, ее функционального состояния и условий окружающей среды. Как правило, покоящиеся клетки имеют более толстые оболочки по сравнению с репродуктивными или молодыми вегетативными клетками (у зигнемы, например, они соответственно равны 1,6 и 0,8 *мкм*). Оболочки значительно утолщаются при дефиците влаги.

У подавляющего большинства водорослей оболочки оказываются сплошными, хотя, как у желто-зеленых, десмидиевых и диатомовых, встречаются и составные, слагающиеся из двух и более частей.

По времени заложения и особенностям роста различают первичные и вторичные оболочки (рис. 3, *2*, *3*). В активно делящихся клетках обычно образуется только первичная оболочка. Ее рост идет в двух направлениях: увеличивается преимущественно поверхность и в меньшей мере толщина. Переход клеток к покоящемуся состоянию сопровождается заложением снаружи от плазмалеммы вторичной оболочки, которая растет главным образом в толщину, отодвигает первичную оболочку от протопласта и вскоре становится преобладающей (рис. 3, *3*). Она придает клетке прочность и окончательную форму. При возобновлении в клетке ростовых процессов вторичная оболочка подвергается гидратации, становится эластичной и получает возможность растягиваться.

На долю оболочки в среднем приходится 13—15% сухой массы клетки. У гидродиктиона, например, этот показатель еще выше и равен приблизительно 39%, при этом жиры составляют 7,2%, а остальное — белки и углеводы.

Таким образом, белково-углеводный комплекс является основой оболочки, причем у водорослей соотношение этих компонентов колеблется в очень широких пределах (у сине-зеленых водорослей они представлены в одинаковой пропорции, а у хламидомонад отмечается сдвиг в сторону увеличения белков). Помимо этого, обращает на себя внимание разнообразный состав полисахаридов. В частности, у хламидомонады они образованы галактозами, арабинозами, в меньшей мере — ксилозами и рамнозами; у ацетабулярии — маннозами, глюкозами, галактозами и рамнозами; у ооцистиса — глюкозами, а галактозы, арабинозы и другие находятся в виде следов; у валонии — исключительно глюкозами. Создается впечатление, что природа решила поставить на водорослях грандиозный эксперимент по выявлению из множества полисахаридов того, который лучше всего подходил бы в качестве материала клеточных оболочек.

Даже при беглом взгляде бросается в глаза неоднородность, слоистость оболочки водорослевой клетки. Слои отличаются друг от друга по толщине, плотности и даже по химическому составу. Как правило, внутренние слои оказываются целлюлозными, а наружный — пектиновым. Он надежно защищает клетку от губительного влияния кислот и других столь же сильных реагентов (конечно, если это воздействие не будет слишком долгим).

Изучение оболочки водорослевых клеток в электронном микроскопе расширило наши представления относительно ее организации. Оболочка у подавляющего большинства видов оказалась двухкомпонентной системой, состоящей из аморфного основного вещества (с т р о м ы) и погруженных в него ф и б р и л л целлюлозной природы с сечением 200 — 300 Å, которые выполняют роль опорного элемента и повышают прочность всей конструкции (рис. 4, *1*, *2*, *3*).

Общее количество фибрилл и характер их ориентации варьируют не только в зависимости от формы клетки, но и от слоя к слою в пределах одной и той же клетки. Все попытки найти этому объяснение, исходя из теории механических напряжений, окончились неудачно, поскольку не учитывались «творческие способности» самой клетки, живущей по биологическим законам.

Изучение оболочек на ультраструктурном уровне позволяет произвести и более точное расчленение оболочек на слои. В большинстве случаев их не больше двух-трех, но бывают и отклонения. У сине-зеленых водорослей оболочка, как правило, четырехслойная, причем у осциллатории все слои одинаковой толщины

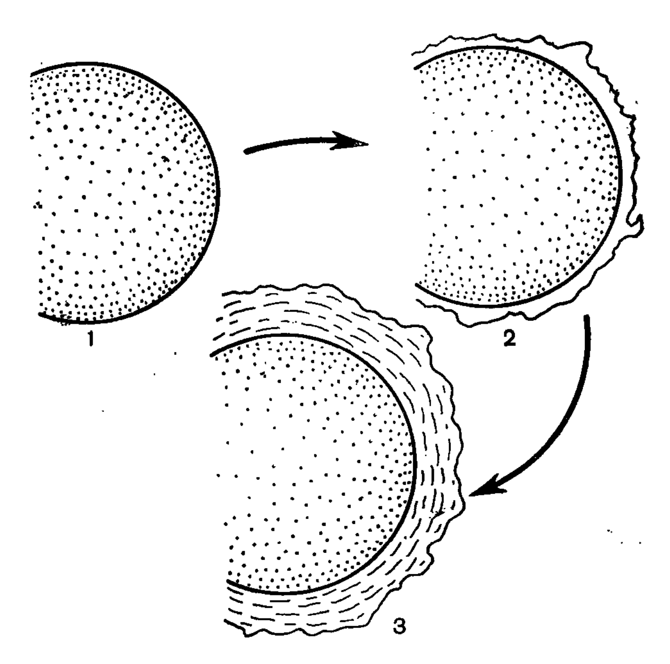


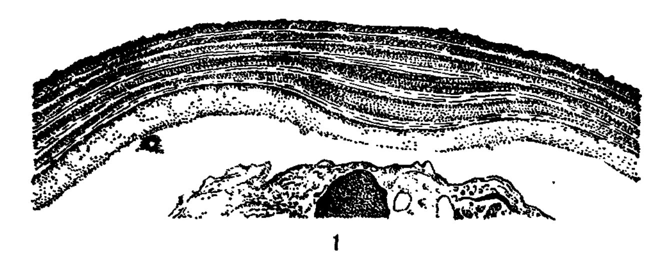
Рис. 3. Последовательные этапы формирования клеточной оболочки:

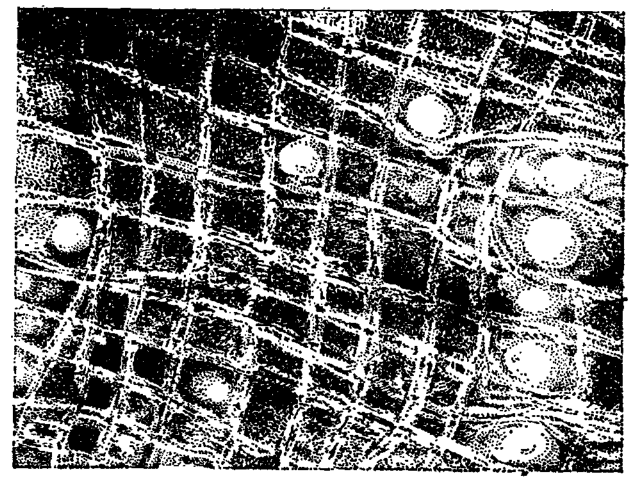
1 — молодая вегетативная клетка, лишенная оболочки; *2* — заложение первичной оболочки; *3* — появление под ней вторичной оболочки.

(100 Å), а у анабены существуют различия, и весьма значительные (I — 100 Å; II — 140 Å; III — 150—300 Å; IV — 140 Å). Многослойные оболочки обнаружены у десмидиевых водорослей. Однако не у всех водорослей слоистость оболочки выявляется четко, что, вероятно, служит причиной появления порой весьма противоречивых данных. Так, одни исследователи сообщают о существовании у ценобиальной зеленой водоросли сценедесмус всего двух слоев, а другие — трех.

Отсутствие целлюлозы делает оболочки гомогенными, что нередко наблюдается у вольвоксовых (гематококк, вольвокс), улотриксовых (спонгоморфа, акросифония), сифоновых (кодиум).

Иногда там, где фибриллярный компонент отсутствует или развит очень слабо, оболочки интенсивно пропитываются (и н к р у с т и р у ю т с я) находящимся в среде раствором солей железа (у вольвоксовых), кальция (у харовых) или кремния (у диатомовых), которые укрепляют матрикс, создавая нередко структуру, похожую на панцирь. Соли, как известно, в отличие от целлюлозы, упорядочиваются не в линейные, а в трехмерные структуры, что делает оболочку необычайно красиво орнаментированной. Нередко оболочки пропитываются органическими соединениями, из которых са-





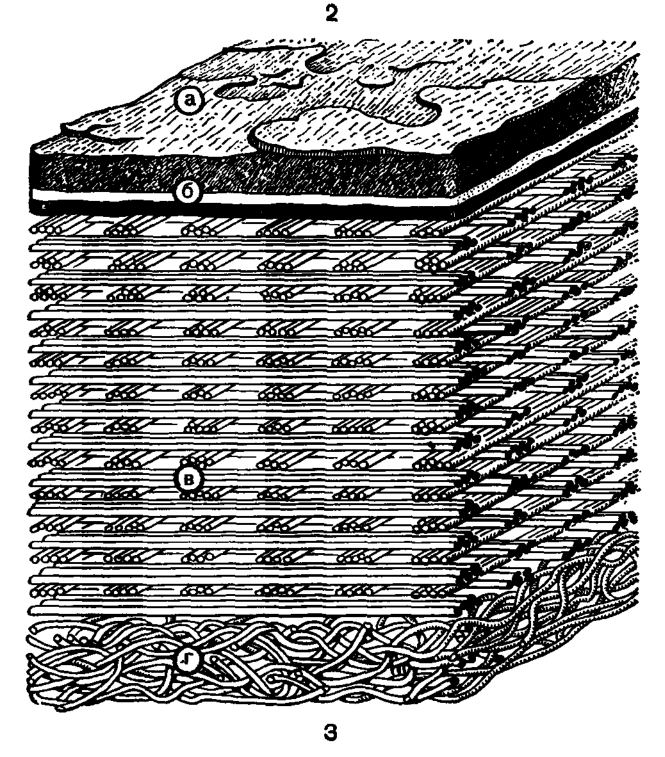


Рис. 4. Организация клеточной оболочки по данным электронной микроскопии:

1 — многослойная оболочка Glaucocystis nostochinearum; *2* — расположение целлюлозных фибрилл в оболочке Pyrocystis lunula; *3* — модель строения оболочки: *а* — внешняя часть наружного слоя, *б*, *в*, *г* — внутренний слой оболочки с разным характером упорядоченности целлюлозных фибрилл.

мыми распространенными являются лигнин и кутин, секретируемые протопластом клетки. Причем кутин выполняет, помимо опорной, еще и защитную функцию, поскольку задерживает губительные ультрафиолетовые лучи и предохраняет клетку от излишней потери воды, тем самым улучшая условия транспирации.

От инкрустации следует отличать процесс адкрустации, под которым понимают скопление вещества на поверхности клетки. Так, кутин, выделяясь наружу, затвердевает и образует кутикулу. Подобного рода образование возникает на вегетативных клетках у порфиры, на оогониях у эдогониума, на эпидермальных клетках у многих бурых водорослей.

К адкрустирующим веществам относятся и всевозможные слизи. У некоторых сине-зеленых водорослей слизистый слой, называемый здесь влагалищем, бывает довольно массивным, порядка 0,5—1,0 *мкм*. Мощная слизистая капсула появляется у многих одноклеточных зеленых водорослей (пальмелла, диктиосфериум, факотус), десмидиевых и в других группах. Она, очевидно, способствует созданию вокруг клетки своеобразного микроклимата. Слизь представляет собой продукт жизнедеятельности оболочки и по своей природе может быть либо пектиновой, либо целлюлозной. От постоянных слизистых форм следует отличать организмы с временно ослизняющимися, как у хламидомонад, оболочками. О таких водорослях обычно говорят, что они находятся в пальмеллевидном состоянии, которое, по всей вероятности, помогает им переживать всевозможные неблагоприятные условия.

У красных водорослей на поверхности оболочки откладываются в большом количестве сульфированные полисахариды, образующие вокруг клетки мощную капсулу. Поскольку эти полисахариды водорастворимы, то их отложение идет непрерывно. Из подобного рода соединений получают ценный продукт агар-агар, который находит широкое применение, в частности, в кондитерской промышленности.

Выделения протопласта поступают на поверхность клетки через особые отверстия в оболочке — поры. Их диаметр у десмидиевых равен приблизительно 120—200 Å, у фукуса — 370 Å, у осциллатории — 300—600 Å, иногда и до 900 Å. В среднем на 1 *мкм*^{2} поверхности приходится до 20—30 пор. Они размещаются равномерно или группами. Если у одноклеточных водорослей благодаря порам устанавливается прямая связь протопласта с внешним миром, то у многоклеточных через поры на внутренних стенках — и с соседними клетками таллома. Иногда через эти поры беспрепятственно про-

ходят цитоплазматические тяжи (плазмодесмы) (рис. 5, *1*). Они, по сути, связывают протопласты всех клеток таллома в единое целое и обеспечивают однозначную реакцию многоклеточного организма на изменения в окружающей среде. Не случайно именно у тех водорослей, у которых существуют подобного рода межклеточные коммуникации, можно иногда наблюдать почти фантастическую картину, как, точно по мановению дирижерской палочки, все клетки нити одновременно приступают к образованию то акинет, то зооспор.

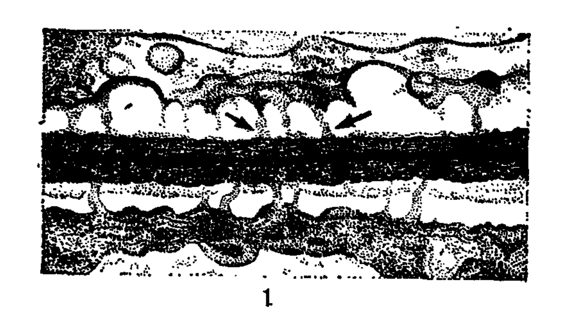
Сравнительное изучение особенностей заложения, развития и строения пор показало, что они различаются по происхождению: одни возникают в ходе клеточного деления, как результат неполного срастания перегородки, другие образуются энзиматически, путем разрушения оболочки. Впоследствии поры могут закупориваться пробкой, как это нередко наблюдается у сине-зеленых (в особых клетках — гетероцистах, о которых рассказано ниже) и красных водорослей (рис. 5, *2*).

Помимо пор, оболочки многих водорослей снабжаются различного рода выростами в виде щетинок, шипиков и чешуек. Их роль для клетки неоднозначна: в одних случаях они выполняют, очевидно, защитную функцию, а в других обеспечивают оптимальные условия жизни, например поддерживают организмы в состоянии парения.

В протопласте любой клетки различают два тесно связанных друг с другом компонента: ядро (карион, или нуклеус, что в переводе соответственно с греческого и латинского означает «ядро») и цитоплазму, причем от степени их развития зависит уровень организации клетки в целом. Водоросли — единственная группа растений, где представлены все известные в настоящее время типы клеточной организации: прокариотическая — у сине-зеленых водорослей, мезокариотическая — у панцирных жгутиконосцев из группы динофлагеллат, эукариотическая — у водорослей остальных отделов.

У прокариот отсутствует морфологически оформленное ядро, а его функции выполняет состоящий из микрофибрилл ДНК нуклеоид, который, несмотря на примитивность своей организации, не только содержит, но и точно передает из поколения в поколение всю генетическую информацию о клетке. Более того, прокариоты лишены и многих типичных плазматических органелл (хлоропластов, митохондрий, диктиосом), но зато снабжены многочисленными и разнообразными как по форме, так и по составу включениями.

Мезокариоты уже обладают четко дифференцированным ядром, однако в его строении и поведении сохранились некоторые черты примитивности, присущие нуклеоиду. Подобная двойственность проявляется и в других чертах организации клетки, что позволяет говорить о промежуточном положении этих организмов между примитивными прокариотами и достигшими в целом наиболее высокого уровня развития эукариотами.



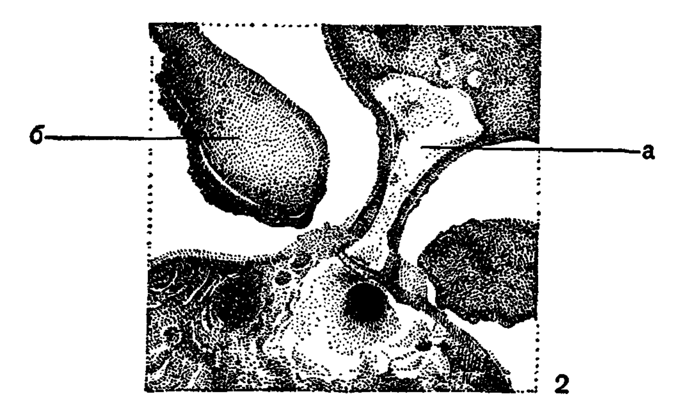


Рис. 5. Строение плазмодесм и гетероцист:

1 — плазмодесмы в оболочках зеленой водоросли *Coleochaete* (показаны стрелкой); *2* — продольный срез через гетероцисту сине-зеленой водоросли *Anabaena azollae*: *а* — пробка, *б* — полярное утолщение оболочки гетероцисты.

У большинства водорослей в клетке присутствует всего одно ядро, но известны случаи, когда их бывает два-три и больше. Клетки с несколькими десятками, как у кладофоры, или сотнями, как у водяной сеточки (гидродиктион), ядер называют ценоцитными. Примечательно, что эти водоросли возвращаются к одноядерному состоянию при образовании специализированных клеток бесполого (апланоспоры, зооспоры) и полового (гаметы) размножения.

Форма, размеры и местоположение ядра в клетке сильно варьируют у разных водорослей, а также в зависимости от фазы развития, на которой находится тот или иной организм.

Очень мелкие ядра (диаметром 1—3 *мкм*) характерны для подавляющего большинства одноклеточных водорослей, хотя и здесь встречаются такие «рекордсмены», как гематококк (10 *мкм*), гимнодиниум (12—16 *мкм*), вольвокс

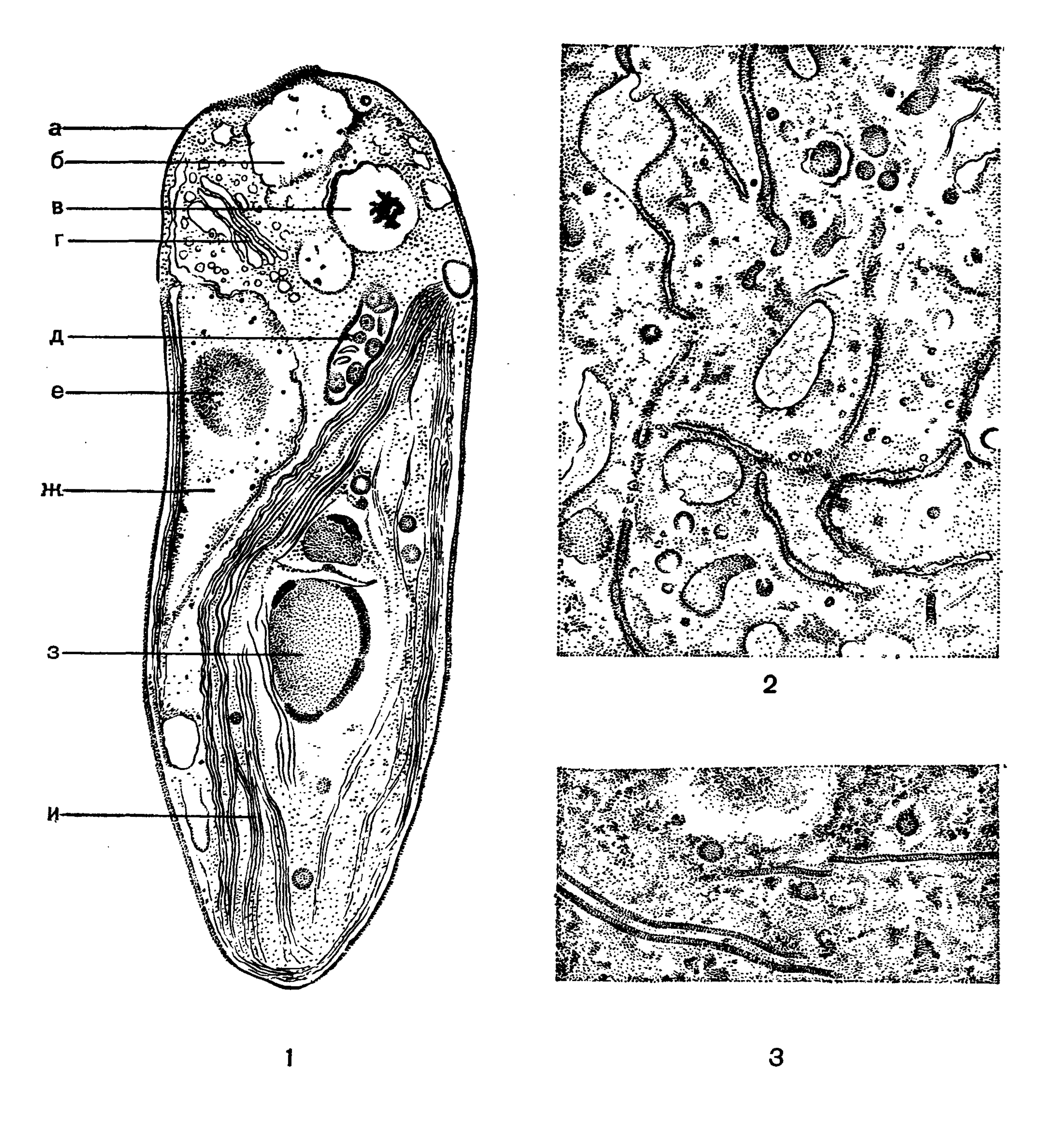


Рис. 6. Ультратонкое строение клетки:

1 — продольный срез через клетку одноклеточной зеленой водоросли Pedinomonas minor (электронный микроскоп): *а* — плазмалемма, *б* — пульсирующая вакуоля, *в* — статическая вакуоля, *г* — диктиосома, *д* — митохондрия, *е* — ядрышко, *ж* — окруженное двухмембранной оболочкой ядро с ядрышком, *з* — пиреноид с крахмальной обкладкой, *и* — хлоропласт с пучком ламелл; *2* — эндоплазматическая сеть в цитоплазме клетки спирогиры; *3* — микротрубочки в цитоплазме клетки спирогиры.

(13—17 *мкм*), эремосфера (25—30 *мкм*). У многоклеточных водорослей наряду с мелкими ядрами (1,5—2,5 *мкм* у улотрикса, 2,5—3,5 *мкм* у стигеоклониума, 2,0—4,0 у уронемы) попадаются крупные (35—57 *мкм* у некоторых видов спирогиры) и даже такие гигантские, как у ацетабулярии (1,7*мм*).

Размеры ядер даже в пределах одного таллома могут существенно колебаться. Так, у одного вида бриопсиса (Bryopsis halymeniae) из сифоновых ядра спорангия имеют диаметр, равный 30—45 *мкм*, а ядра вегетативных клеток таллома — 3,0—4,5 *мкм*. У другого вида бриопсиса (Bryopsis hypnoides) ядра в проростке зиготы оказываются крупнее ядра зиготы почти в 1700 раз. У водяной сеточки в молодых клетках ядра не превышают в диаметре 2,8 *мкм*, а в старых иногда достигают 16 *мкм*. Интересно, что перед делением диаметр ядер обычно увеличивается более чем в 2 раза. В этот же период происходит и его перемещение, как правило, в центр (эдогониум) или в переднюю часть клетки (эвглена).

В ядре у водорослей выявлены те же самые структуры, что и в ядрах других эукариотов: оболочка, ядерный сок (нуклеоплазма, кариоплазма, кариолимфа), ядрышко (нуклеолус), включения хроматина.

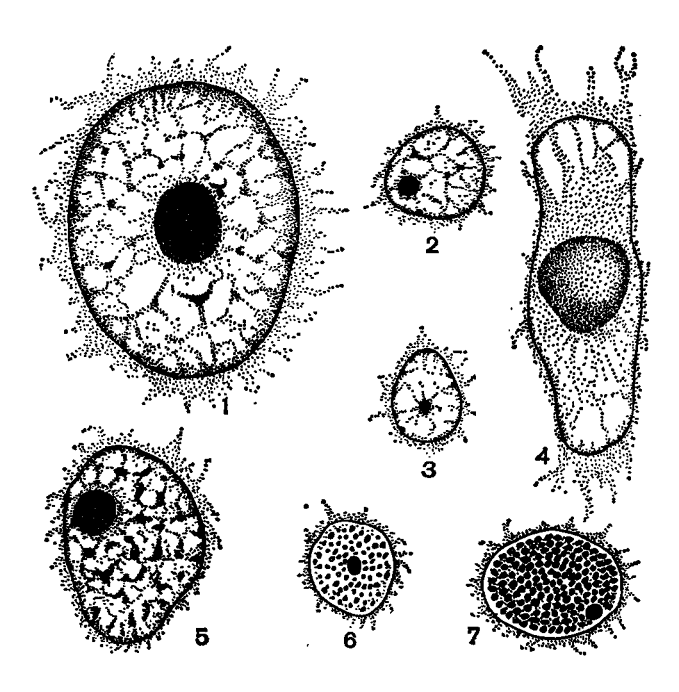


Рис. 7. Интерфазные ядра клеток у разных водорослей:

1 — Microspora; *2* — Chlamydomonas; *3* — Hydrodictyon; *4* — Spirogyra; *5* — Cladophora; *6* — Colacium; *7* — Glenodinium.

Оболочка ядра состоит из двух мембран (внутренней и наружной) и имеет поры (рис. 6, *1 ж*). Толщина оболочки, например, у хлореллы (Chlorella pyrenoidosa) равна 300—450 Å, у клостериума (Closterium ehrenbergii)— 200—300 Å, у ацетабулярии (Acetabularia mediterranea)— 200 Å. Диаметр пор у клостериума Эренберга составляет 700 Å, у ацетабулярии— 800 Å. Наличие пор обусловливает высокую проницаемость оболочки ядра и способствует свободному прохождению через нее крупных макромолекул. Однако оболочка обладает очень высокой избирательностью и пропускает через себя далеко не все из них. Поэтому не следует представлять ее в виде решета, которое чисто механически отсеивает все то, что не соответствует размеру его отверстий. В силу этого о проницаемости оболочки приходится говорить как о биологическом процессе, проходящем при непосредственном участии самой структуры.

Сильные преобразования претерпевает оболочка ядра во время ядерного деления, которое часто, хотя и не всегда, сопровождается спачала ее фрагментацией, а затем и полным распадением.

Все внутреннее пространство ядра заполнено (рис. 7, *1—6*) ядерным соком, в котором, помимо ядрышка, удается различить хроматиновые структуры в виде скрученных нитей и глыбок; самые крупные глыбки иногда называют хромоцентрами, кариосомами или ложными ядрышками по чисто морфологическому сходству с последними. Теперь считают, что хроматиновые нити не что иное, как форма существования хромосом в покоящемся ядре, а хромоцентры — их более плотные участки. Обычно хроматин скапливается вдоль оболочки; остальная же часть ядра выглядит почти гомогенной, поскольку там лишь иногда удается обнаружить структуру в виде нежной сеточки с гранулами в ее узлах. Только у очень немногих водорослей (эвглена, кладофора) хроматиновые образования распределяются по всему ядру более или менее равномерно, маскируя его содержимое (рис. 7, *5*, *6*).

Переход ядер к делению сопровождается усилением спирализации, укорачиванием, а затем и формированием морфологически четко выраженных хромосом. Исключение составляют мезокариотные водоросли: у них хромосомы находятся постоянно в конденсированном состоянии и поэтому всегда хорошо видны (рис. 7, *7*).

Хромосомы ядра в совокупности составляют хромосомный набор. Каждый вид организмов имеет свой набор строго определенных по форме, размерам и количеству хромосом

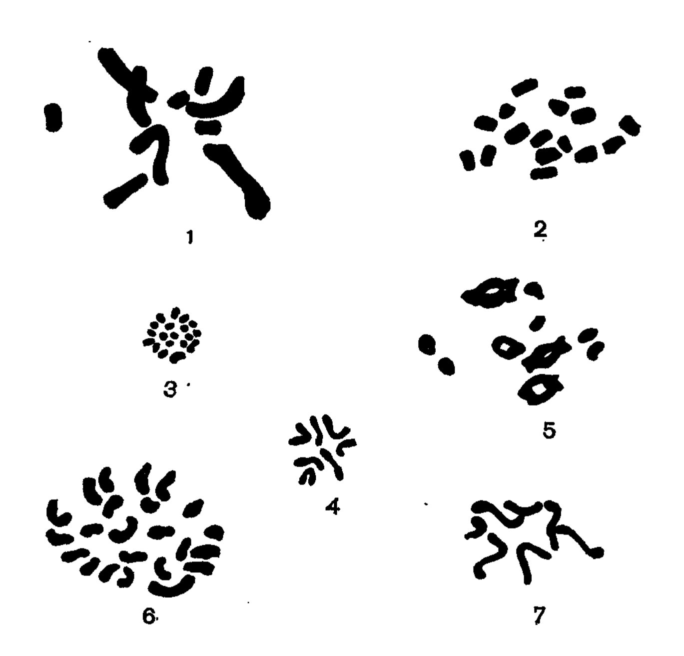


Рис. 8. Хромосомные наборы у разных водорослей:

1 — улотрикс ($n = 10$); *2* — микроспора ($n = 16$); *3* — гидродиктион ($n = 19$); *4* — эвдорина ($n = 7$); *5* — ульва ($n = 10$); *6* — трентеполия ($n = 24$); *7* — вольвулина ($n = 7$).

(кариотип). Он служит своего рода паспортом, куда занесены в зашифрованном виде все основные исходные данные об организме. Их расшифровка сопряжена с большими трудностями, и здесь предстоит еще очень большая работа. У водорослей в подавляющем большинстве случаев хромосомы очень мелкие, без перетяжек, и имеют вид точек или палочек. В пределах одного набора они, как правило, выглядят все «на одно лицо», поэтому изучать их бывает очень трудно (рис. 8, *1—7*).

Каждое ядро обычно содержит одно, но иногда и большее количество ядрышек. Обычно они бывают диаметром 1—2 *мкм*, хотя встречаются и более крупные. Например, у спирогиры (Spirogyra neglecta) они достигают 11—14 *мкм*. Ядрышки состоят из очень плотного вещества и лишены мембранного барьера. В них, в отличие от хроматина, скапливается не ДНК, а РНК. Во время ядерного деления ядрышки претерпевают циклические преобразования, связанные с разрыхлением, потерей красящей способности и диспергированием (рассеиванием) во время первой стадии ядерного деления (профазы) и конденсацией, восстановлением красящей способности с полной реконструкцией своего облика к концу этого процесса (в телофазе).

Однако среди водорослей встречаются отдельные группы, где имеются отклонения от подобной схемы, которая признается классической, поскольку присуща подавляющему большинству организмов не только растительного происхождения. Здесь в первую очередь следует назвать эвгленовые водоросли, где ядрышко делится без предварительного разрыхления путем гантелевидной перетяжки на два дочерних (рис. 199). Несколько иначе ведут себя ядрышки у спирогир: они в той или иной степени разрыхляются, слегка диспергируются, но не теряют при этом своей красящей способности. В результате ядро оказывается заполненным так называемым ядрышковым веществом, которое очень затрудняет наблюдение за ходом ядерного деления, часто маскируя его детали.

Совокупность всех преобразований, связанных с делением ядра, составляет митотический цикл, или митоз. У водорослей, как и у других растений, реорганизация ядра следует в строгой последовательности в несколько этапов (фаз). Всего различают 5 фаз: интерфаза, или состояние покоя (самая продолжительная по времени), профаза, метафаза, анафаза и телофаза. Из телофазы ядро снова переходит в интерфазу.

Второй компонент клетки — цитоплазма — состоит из гомогенного основного вещества (стромы) и погруженных в него телец (органелл) различного размера и формы: митохондрий, диктиосом, эндоплазматической сети и т. д. Этот основной набор органелл присущ клеткам не только растений, но и животных.

Митохондрии (рис. 6, *1 д*) обычно имеют овальную форму; они покрыты двухмембранной оболочкой, причем внутренняя мембрана образует выросты — кристы. Митохондрии располагаются преимущественно в тех местах клетки, где проходят процессы, связанные с затратой энергии (около ядра, у основания жгутиков, вокруг стигмы), и выполняют роль дыхательных центров. Число, размеры митохондрий и степень развития крист взаимосвязаны друг с другом и с функциональным состоянием клетки.

Диктиосомы (рис. 6, *1 г*) состоят из собранных в стопки уплощенных мешочков, или цистерн, число которых иногда достигает нескольких десятков. От мешочков по краям отпочковываются разного размера пузырьки. Диктиосомы на поперечных срезах имеют вид характерных коротких, компактных пучков. Число диктиосом в клетке очень варьирует, и всю их совокупность там называют аппаратом Гольджи, в честь ученого, впервые наблюдавшего эти структуры еще в прошлом веке. Диктиосомы осуществляют синтез полисахаридов, которые затем переходят в пузырьки и транспортируются в разные концы клетки.

Вся цитоплазма пронизана в той или иной степени развитой сетью каналов. Местами они образуют расширения — цистерны, иногда довольно значительные — пузырьки. Вся эта система получила название **эндоплазматической сети**, или **эндоплазматического ретикулума** (рис. 6, *2*). Эндоплазматическая сеть осуществляет синтез главным образом белков и транспортирует их преимущественно в те места, где развертываются интенсивные формообразовательные процессы. Отличительной особенностью клеток водорослей следует признать слабое развитие эндоплазматической сети. У желто-зеленых, золотистых, бурых, диатомовых и красных водорослей она представлена единственным каналом, огибающим хлоропласт и затем переходящим в наружную мембрану ядерной оболочки, за счет чего устанавливается тесная взаимосвязь между ядром и хлоропластом (рис. 9).

Совсем недавно в цитоплазме клеток различных организмов, в том числе и водорослей, обнаружены короткие (по сравнению с каналами эндоплазматической сети) образования с жесткими гладкими контурами, получившие название **микротрубочек** (рис. 6, *3*). В сечении они имеют вид цилиндров с диаметром просвета 200—350 Å. Микротрубочки оказались крайне динамичными структурами: они могут то появляться, то исчезать, перемещаться из одного района клетки в другой, увеличиваться или уменьшаться в числе. Они сосредоточиваются преимущественно вдоль плазмалеммы (самый наружный слой цитоплазмы), а в период клеточного деления перемещаются в область формирования перегородки. Их скопления обнаруживаются также вокруг ядра, вдоль хлоропласта, около стигмы. Последующие исследования показали, что эти структуры присутствуют не только в цитоплазме, но и в ядре, хлоропласте, жгутиках.

Функции микротрубочек до конца не выяснены. Возможно, они участвуют в транспорте веществ по клетке, а характер локализации побуждает рассматривать их как цитоскелетные образования, призванные поддерживать форму как отдельных органелл, так и клетки в целом.

В клетках водорослей, как впрочем и других растительных организмов, присутствуют также **лизосомы**, где отмечается скопление большого набора ферментов из числа гидролаз, способных расщеплять важнейшие классы химических соединений, включая белки, углеводы, нуклеиновые кислоты и т. д. Имеются **пероксисомы**, в составе которых обнаружены каталаза и целый ряд других ферментов пероксидазного комплекса; **сферосо-**

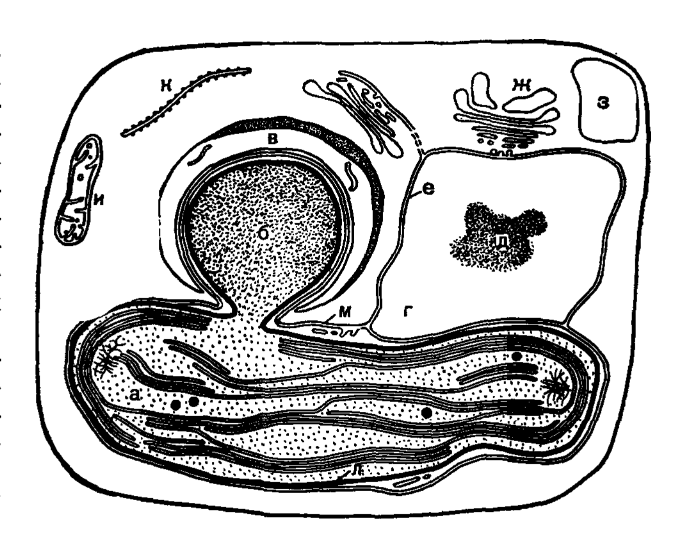


Рис. 9. Схема структурной связи между ядром, эндоплазматической сетью и хлоропластом у бурых водорослей:

а — хлоропласт с ламеллами, собранными в пучки по 3; *б* — пиреноид; *в* — обкладка пиреноида; *г* — ядро; *д* — ядрышко; *е* — ядерная оболочка, состоящая из двух мембран; *ж* — диктиосома; *з* — вакуоля; *и* — митохондрия; *к* — фрагмент канала эндоплазматической сети; *л* — оболочка хлоропласта, образованная двумя мембранами; *м* — эндоплазматическая сеть, окружающая хлоропласт и связанная с наружной мембраной ядерной оболочки.

мы, содержащие гидролитические ферменты, липиды и ароматические аминокислоты. Из всего этого видно, что цитоплазма клеток водорослей достигает очень высокой степени структурной организации.

В интенсивно растущих клетках, помимо перечисленных органелл, можно наблюдать хорошо развитую систему пузырьков, или **вакуолей**. Они обладают способностью сливаться друг с другом, что иногда приводит к возникновению одной большой вакуоли, располагающейся обычно в центре клетки. Ее появление компенсирует тот недостаток цитоплазмы, который возникает при резком увеличении объема клетки в период ее интенсивного роста.

В свете данных электронной микроскопии по-новому решается вопрос о природе вакуолей. Как теперь выясняется, в их образовании принимает участие не только аппарат Гольджи и эндоплазматическая сеть, но даже плазмалемма. Среди многочисленных функций, которые выполняет вакуолярная система в клетке, немаловажное место занимает функция осморегуляции.

К особому типу вакуолей в клетках некоторых водорослей следует отнести **пульсирующие вакуоли** (рис. 2, *1б*; 6, *1 б*). Они, как правило, появляются в подвижных клетках, снабженных жгутиками, но иногда (у некоторых зеленых и диатомовых) образуются и в неподвижных клетках. Эти вакуоли обла-

дают способностью ритмично пульсировать, т. е. попеременно сокращаться и расширяться. В простейших случаях (у многих золотистых и зеленых водорослей) имеется одна или несколько простых вакуолей, при своем сокращении выбрасывающих содержащуюся в них жидкость в цитоплазму или через специальные выводные канальцы за пределы клетки. В других (например, у эвгленовых)— налицо целая система вакуолей, состоящая из главной вакуоли, в которую открывается одна или несколько вакуолей второго порядка, часто, в свою очередь, окруженных вакуолями третьего порядка. При сокращении последних жидкость поступает в вакуоли второго порядка, которые, сокращаясь, наполняют главную вакуолю. Выведение жидкости из главной вакуоли осуществляется через выводной канал. У некоторых перидиней обнаружено еще более сложное устройство системы сократительных вакуолей.

Функция пульсирующих вакуолей — удаление из клетки излишка воды. Наряду с этим пульсирующие вакуоли, по-видимому, выполняют и экскреторную функцию, выбрасывая из клетки ненужные продукты обмена веществ. И все же следует признать, что пульсирующие вакуоли еще во многом остаются загадочными образованиями: они могут то появляться, то исчезать; непонятны и причины их сокращения.

Своеобразную группу вакуолей составляют так называемые газовые вакуоли, присутствующие в клетках сине-зеленых водорослей. Они имеют вид полостей, ограниченных тонкой мембраной и заполненных газом. Наличие газовых вакуолей, несомненно, уменьшает удельный вес организма, и он поднимается в верхние слои воды. Именно в этом многие усматривают биологическое значение газовых вакуолей. Такое объяснение было бы полностью приемлемо, если бы не случаи обнаружения подобных образований и у глубоководных водорослей. В связи с этим было высказано предположение, что в условиях глубинной жизни при дефиците кислорода начинается внутриклеточное брожение, приводящее к образованию газовых вакуолей. С этой точки зрения «парение» представляется явлением вторичным.

Газовые вакуоли начинают усиленно формироваться при повышении интенсивности света. Очевидно, в этом случае они выполняют защитную функцию, отражая часть света и тем самым предохраняя клетку от его избытка.

В отличие от животных (гетеротрофных) организмов растения принадлежат к автотрофам, т. е. обладают способностью образовывать органические вещества из неорганических в процессе фотосинтеза. Правда, некоторые водоросли из числа эвгленовых, одноклеточных зеленых, желто-зеленых и пирофитовых водорослей утрачивают эту способность и переходят к гетеротрофному способу питания, но это свойство у них уже вторичного происхождения.

У водорослей фотосинтетический аппарат представлен разными уровнями организации: от морфологически неоформленного (у сине-зеленых) до типичных хлоропластов (у зеленых водорослей).

Хлоропласты, первоначально названные хроматофорами (и сейчас еще этот термин сохраняется в научной литературе), представляют собой специфические органеллы растительной клетки, несущие зеленый пигмент хлорофилл, существующий в нескольких формах (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*). Помимо него, в хлоропластах у красных, желто-зеленых, бурых и других водорослей присутствуют и такие пигменты, как фикоцианин, фикоэритрин, фикоксантин, β-каротин, ксантофилл и т. д., которые часто маскируют основную зеленую окраску красной, желто-зеленой, золотистой, бурой и т. д.

В противоположность высшим растениям хлоропласты водорослей отличаются большим разнообразием по форме, числу, местоположению в клетке и, как теперь выясняется, даже по внутренней организации. Хлоропласты у водорослей могут быть чашевидными, лентовидными, спиралевидными, пластинчатыми, звездчатыми и т. д. Как правило, в подвижных клетках у зеленых водорослей присутствует всего один хлоропласт; у водорослей из других отделов их бывает два и больше; у эвгленовых и динофлагеллат в молодых клетках — от 50 до 80, а в старых 200—300. Хлоропласты занимают в клетке либо центральное, либо постенное положение.

Хлоропласты у водорослей, как и у других растений, окружены оболочкой и состоят из основного вещества (стромы) и погруженных в него пластинчатых, или ламеллярных, структур, а также различного рода включений, отличающихся по размерам, форме и составу своего содержимого (рис. 6, *1и*).

Оболочка хлоропласта толщиной порядка 100—150 Å образована двумя одиночными мембранами. Иногда у бурых, золотистых, желто-зеленых, диатомовых водорослей этот барьер усложняется за счет примыкающего к хлоропласту канала эндоплазматической сети, в результате чего вокруг него возникает четырехмембранная система, а у панцирных жгутиконосцев из группы динофлагеллат и эвгленовых

водорослей мембрана канала эндоплазматической сети настолько тесно прилегает к наружной мембране оболочки хлоропласта, что граница между ними становится неразличимой, создавая полное впечатление существования здесь трехмембранной системы.

Расположенные в строме пластинчатые структуры (л а м е л л ы) по виду напоминают миниатюрные уплощенные мешочки, которые называют т и л а к о и д а м и (греч. «тилакоидес» — мешковидный) или д и с к а м и. Они придают хлоропласту характерную слоистость, что очень хорошо видно на поперечных срезах. Ширина дисков у водорослей разных видов колеблется от 70 до 600 Å, а иногда и более.

В отличие от высших растений в хлоропластах у водорослей выявлено большое разнообразие *в расположении дисков* (рис. 10). Они могут быть одиночными, как у красных водорослей, и опоясывать весь хлоропласт, ориентируясь параллельно его оболочке (поэтому на поперечных срезах выявляется система в виде длинных обособленных пластинок). У остальных водорослей, за исключением зеленых, диски собираются в пачки по 2—4 и могут лежать там порознь или тесно прилегать друг к другу. У харовых и зеленых водорослей число дисков в пачке достигает нескольких десятков (у нителлы — от 4 до 20, у хлорококка — от 2 до 40). Причем эти колебания в значительной степени зависят от возраста органеллы (по мере ее старения число дисков в пачке увеличивается), интенсивности освещения (при низкой освещенности число дисков в пачке больше, чем при высокой) и даже от качества света.

Увеличение числа дисков в пачке, как правило, сопровождается их укорочением. В хлоропластах некоторых зеленых водорослей можно наблюдать, как короткие многодисковые пачки, чередуясь с единичными длинными дисками, упорядочиваются в штабеля или стопки — структуры, получившие название граноподобных образований, так как по внешнему виду они очень напоминают компоновку дисков в гранах, свойственных хлоропластам высших растений.

Диски являются теми структурами, к которым прикрепляются пигменты и в которых осуществляется фотосинтез. Не исключено, что тот или иной способ группировки дисков зависит в значительной степени от особенностей качественного состава пигментов, который, как уже говорилось, у водорослей отличается большим разнообразием.

В самое последнее время в хлоропластах были обнаружены своеобразные трубчатые элементы — м и к р о т р у б о ч к и сечением около

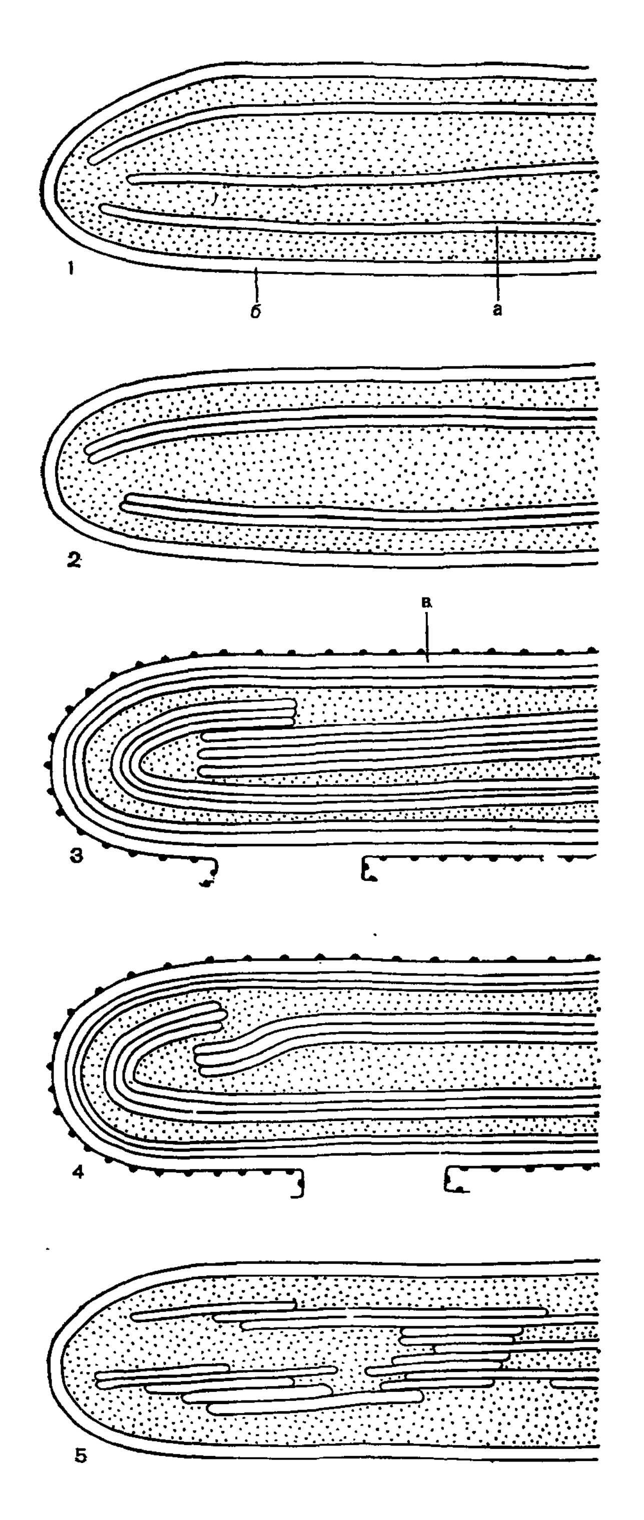


Рис. 10. Схемы расположения дисков в хлоропластах различных водорослей:

1 — хлоропласты красных водорослей; *2* — хлоропласты криптомонад; *3* — хлоропласты бурых водорослей; *4* — хлоропласты золотистых водорослей; *5* — хлоропласты зеленых водорослей; *а* — диски, *б* — оболочка хлоропласта, *в* — канал эндоплазматической сети, огибающий хлоропласт.

260 Å, которые обычно располагаются вдоль оболочки органеллы группами по 5—6 штук в каждой и, очевидно, выполняют роль каркаса.

В строме хлоропласта, помимо пластинчатых структур, выявлены более плотные зоны, представляющие скопления ДНК, многочисленные, рассеянные, мелкие (в среднем порядка 140 Å) частицы — рибосомы, глобулы различного размера, формы и состава, а также зерна крахмала, которые образуются в ходе фотосинтеза.

Обладая всем необходимым для осуществления белкового синтеза, хлоропласты относятся к числу самовоспроизводящихся органелл. Они размножаются путем перетяжки надвое и, в очень редких случаях, почкованием. Эти процессы приурочены к моменту клеточного деления и идут столь же упорядоченно, как и деление ядра, т. е. события следуют здесь в строгой последовательности одно за другим: стадия роста сменяется периодом дифференциации, за которым наступает состояние зрелости, или готовности к делению.

Хлоропласты являются единственным местом отложения крахмала в клетке, причем у водорослей часть его, и весьма значительная, концентрируется вокруг специфических образований, получивших название пиреноидов (греч. «пирен» — косточка и «эйдос» — вид, т. е. имеющий вид косточки). Пиреноиды самым тесным образом, как структурно, так и функционально, связаны с хлоропластом (рис. 9).

Среди водорослей только сине-зеленые целиком состоят из беспиреноидных форм. Пиреноиды, как правило, отсутствуют и в клетках высших растений. Исключение составляет лишь небольшая группа мхов из порядка антоцероталес.

Пиреноид представляет собой плотное образование белковой природы, окруженное снаружи обкладкой в виде сплошного кольца или отдельных пластинок в числе от двух и более, обычно крахмальной природы. Однако у бурых водорослей она образована водорастворимым полисахаридом — ламинарином; у красных — особой формой крахмала, так называемым багрянковым крахмалом; у эвгленовых — парамилоном; у хризомонад — липидами. Изредка, как у желто-зеленых, пиреноиды лишены обкладки, и поэтому их называют голыми. Обкладка с ее высоким коэффициентом преломления света делает пиреноиды очень заметной структурой клетки, и они первыми бросаются в глаза при просмотре под микроскопом живого материала.

Световой микроскоп не давал возможности проникнуть в детали строения пиреноида, и лишь благодаря электронному микроскопу удалось внести ясность в этот вопрос. Оказалось, строма пиреноида плотнее стромы хлоропласта; она пронизана либо одиночными, либо собранными в пачки дисками, которые представляют собой продолжение дисков хлоропласта, и не отделена мембранным барьером (рис. 2, *3*; 9). По сути, границей между хлоропластом и пиреноидом условно служит его обкладка.

В голых же пиреноидах этот вопрос трудно решить даже на ультраструктурном уровне, поскольку единственными критериями остаются слабоуловимые различия в плотности стромы и поведении ламеллярной системы, которая при переходе в пиреноид претерпевает некоторую редукцию в числе дисков, сопровождающуюся увеличением их ширины.

Обычно пиреноиды располагаются в хлоропласте (погруженные пиреноиды). Реже они лежат вне его (выступающие пиреноиды), что особенно характерно для красных водорослей, некоторых родов эвгленовых, пирофитовых, желто-зеленых и бурых водорослей.

Чаще всего хлоропласт содержит только один пиреноид, хотя их может быть два и более, а у отдельных водорослей (спирогира, кладофора) их число даже доходит до нескольких десятков.

Форма пиреноидов отличается крайним разнообразием: от круглой и многоугольной до палочковидной.

Размеры пиреноидов колеблются в широких пределах: мелкие не превышают в диаметре 3 *мкм*, а крупные достигают 10—15 *мкм*, причем этот показатель варьирует от вида к виду, у особей внутри одного вида в зависимости от химического состава среды, интенсивности света, температуры и т. д. и даже в пределах одной клетки (наряду с одним крупным может существовать несколько мелких), на что, в частности, влияет возраст пиреноидов (молодые пиреноиды всегда мельче закончивших свой рост старых).

Новые пиреноиды могут возникать тремя различными способами: делением надвое, фрагментацией крупного родительского пиреноида на большое число мелких дочерних и в результате новообразования. Причем в первом и во втором случаях пиреноид не всегда распадается на равновеликие части, что является еще одной причиной наличия в клетке пиреноидов разного размера.

Часто в пределах одного и того же организма можно наблюдать одновременно все способы образования новых пиреноидов.

Сейчас накопилось уже много фактов, свидетельствующих о том, что пиреноид является не просто местом скопления крахмала или иных

резервных веществ, а той зоной хлоропласта, в которой или при участии которой наиболее активно осуществляется их синтез. Возникнув первоначально как центр образования запасных веществ и в первую очередь как центр крахмалообразования в хлоропласте, пиреноид как бы остановился на полпути в своем поступательном движении, не успев получить того структурного воплощения, которое присуще типичным органеллам.

В дальнейшем развитие клетки пошло не по линии совершенствования этого образования, а в направлении создания качественно иной, менее громоздкой структуры с аналогичными функциями, о чем свидетельствует отсутствие пиреноидов в хлоропластах растений, занимающих более высокую ступень развития по сравнению с водорослями.

У подвижных или утративших подвижность клеток на переднем конце тела часто можно наблюдать небольшое, но очень заметное, благодаря интенсивно-красной или ярко-оранжевой окраске, пятно — стигму, или глазок (рис. 2, *1в*). Такая окраска объясняется скоплением здесь большого количества каротина.

В одних случаях (у зеленых, золотистых, бурых, некоторой части желто-зеленых водорослей) стигма располагается в хлоропласте (рис. 11, *1*, *2*), а в других (у эвгленовых, панцирных жгутиконосцев) — за его пределами, в непосредственной близости от двигательного аппарата клетки (рис. 11, *3*, *4*, *5*).

Вот, собственно, и все сведения, которые удалось собрать о стигме за долгую историю ее изучения с помощью светового микроскопа.

Электронный микроскоп намного расширил границы наших знаний в этой области. С его помощью не только были раскрыты тайны строения, но и обнаружены такие особенности тонкой организации, которые убедительно свидетельствуют о существовании стигм разной степени сложности.

Основу стигмы составляют плотные, разного диаметра (от 750 до 6600 Å) пигментонесущие глобулы в числе от 5—6 до нескольких десятков, которые располагаются плотными рядами (их иногда насчитывается до 9). Такой тип строения стигмы, хотя он наиболее распространен, считается самым примитивным (рис. 11, *1*).

Явным признаком усложнения стигмы следует признать группировку глобул по 3—5 в комплексы, отграниченные друг от друга тонкой мембраной, что наблюдается у эвгленовых водорослей (рис. 11, *3*).

Еще более сложной считается организация стигмы у некоторых панцирных жгутиконосцев,

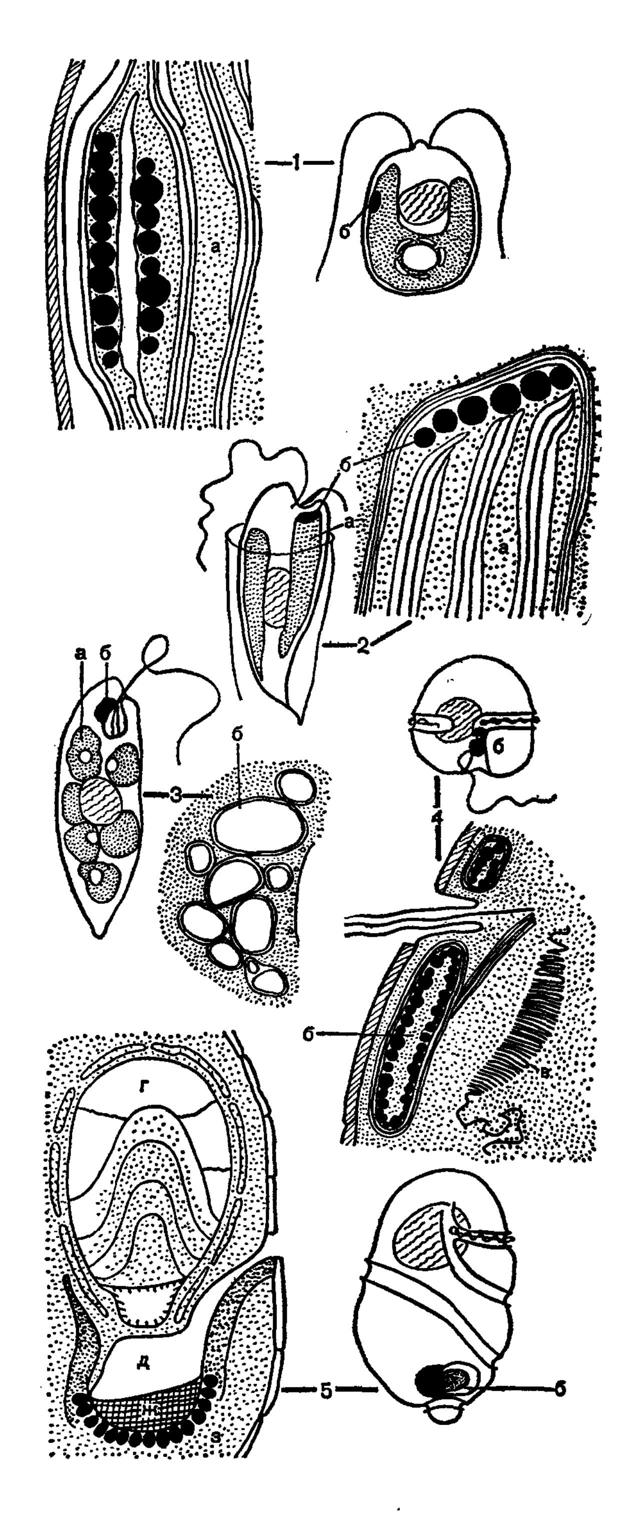


Рис. 11. Различные типы стигм, обнаруженные в клетках водорослей:

1 — Chlamydomonas; *2* — Dinobryon; *3* — Euglena; *4* — Glenodinium; *5* — Nematodium: *а* — хлоропласт, *б* — стигма, *в* — пластинчатое тело, *г* — линзовидное тело, *д* — полость, соединенная каналом с цитоплазмой клетки, *ж* — ретиноид, *з* — пигментные тела.

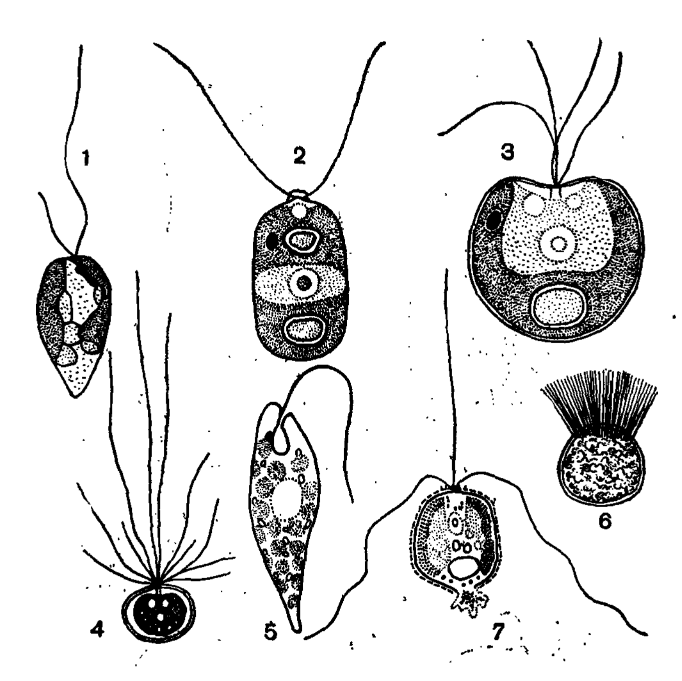


Рис. 12. Жгутиковые клетки:

1 — Ochromonas ludibunda; 2 — Chlamydomonas pertusa; 3 — Platymonas cordiformis; 4 — Schizochlamys gelatinosa; 5 — Euglena proxima; 6 — зооспора Derbesia neglecta; 7 — Chrysochromulina kappa с гаптонемой.

поскольку, помимо комплексов глобул, у них имеется необычного вида пластинчатое тело. Оно состоит из целой серии параллельно расположенных, сообщающихся между собой, уплощенных мешочков, которых иногда бывает до 50, причем самые крайние из них переходят в находящийся поблизости канал эндоплазматической сети. Да и каждый комплекс глобул в отдельности несколько сложнее по своей организации, чем у эвгленовых, так как состоит не из одного, а из двух рядов глобул, промежуток между которыми заполняется зернистым веществом, и вместо одиночной мембраны окружается оболочкой, образованной из двух мембран (рис. 11, *4*).

Среди панцирных жгутиконосцев встречаются организмы и с очень сложно устроенной стигмой, представляющей многокомпонентную систему, куда входят линзовидное тело, ретиноид — тело, заполненное определенным образом ориентированными фибриллами, плотные глобулы. Таким образом, свет, попадая на линзу, фокусируется и затем концентрированным пучком посылается через ретиноид на глобулу, т. е. приходит туда в преобразованном виде (рис. 11, *5*).

Основной функцией стигмы считается улавливание и до некоторой степени, очевидно, преобразование света, необходимые для определенной ориентации тела водоросли в пространстве. Стигму по ее роли в клетке можно уподобить локаторному устройству, принцип работы которого в данном случае, к сожалению, пока не выяснен. Поэтому сейчас еще преждевременно обсуждать вопрос о значении того или иного способа организации этой системы, ибо хорошо известно, что сложность и громоздкость конструкции не всегда являются показателем ее совершенства, рациональности и надежности в работе, тем более что выявлено много водорослей, которые лишены стигмы, но между тем прекрасно реагируют на свет.

Почти все водоросли (исключение составляют сине-зеленые и красные) могут образовывать клетки, подвижные в течение всей своей жизни или только на определенном этапе жизненного цикла (от нескольких часов до нескольких минут).

Подвижные клетки отличаются от неподвижных целым рядом особенностей организации, прежде всего появлением особого двигательного аппарата.

Перемещение в жидкой среде осуществляется при участии особых структур, представляющих собой либо временные (ризоподии), либо постоянные (реснички, псевдоцилии, жгутики) выросты клетки (рис. 12).

Ресничками называют многочисленные (от нескольких десятков до нескольких сотен) короткие (порядка 5—10 *мкм*) образования, совершающие энергичные колебательные движения. Псевдоцилии, или ложные реснички, имеют вид длинных, очень тонких, неподвижных волосков, которые обнаруживаются чаще всего только после подкраски. Под жгутиками понимают длинные (в несколько десятков микрометров) малочисленные образования с меньшей, чем у ресничек, частотой биений и с волнообразным характером движения, почему их иногда еще называют ундулиподиями (лат. «унда» — волна, «подиум» — возвышение).

Перечисленные образования — единственные клеточные структуры, расположенные за пределами самой клетки.

В дальнейшем речь пойдет исключительно о жгутиках, потому что они наиболее характерны для водорослей и принципиально ничем не отличаются от ресничек и псевдоцилий.

Среди водорослей чаще всего встречаются формы дву- или одножгутиковые, реже четырех-, восьмижгутиковые и совсем единичны с большим числом жгутиков, как у дербезии (рис. 12). У некоторых золотистых водорослей между двумя подвижными жгутиками располагается третий — неподвижный жгутик с расширением на конце, или гаптонема. С ее помощью клетка прикрепляется к субстрату (рис. 12, *7*).

По соотношению длины жгутиков у клетки различаются водоросли равножгутиковые и разножгутиковые, или гетероконты (рис. 12, *1*, *2*). Иногда, например у эвглен, второй жгутик настолько редуцируется, что удается обнаружить лишь его короткий пенек. Жгутики могут быть направлены вперед по ходу движения клетки, что свойственно большинству равножгутиковых форм. У разножгутиковых нередко наблюдается разница в частоте биений (гетеродинамизм) и в положении по отношению к клетке: обычно длинный (двигательный) жгутик направлен вперед и работает энергичнее, чем короткий (рулевой), который обращен в сторону или назад по ходу движения организма. Считается, что двигательный жгутик обеспечивает поступательное движение клетки, а рулевой — корректирует его направление.

Как правило, вся жизнь жгутиконосцев проходит в непрерывном движении. Некоторые из них развивают скорость до 500 *мкм/сек* и преодолевают по 5—10 *м* в сутки — расстояния для столь крошечных существ поистине марафонские.

Жгутики бывают гладкими или опушенными. Последние несут на своей поверхности выросты в виде тонких, диаметром не более 50 Å, волосков (мастигонем) и неминерализованных, разных по форме и размерам чешуек (рис. 13, *1*, *2*). Опушенным обычно оказывается двигательный жгутик. Причем у некоторых водорослей (празинокладус, колеохете) жгутики одновременно несут и мастигонемы и чешуйки, но чаще имеется какой-то один тип образований. В отличие от чешуек мастигонемы располагаются очень упорядоченно, параллельными рядами. И те, и другие закладываются в цитоплазме, в пузырьках с аморфным содержимым и в них переносятся на поверхность жгутика.

Несмотря на простоту внешнего облика, строение жгутика оказалось довольно сложным, что особенно хорошо видно при изучении его в электронном микроскопе. Сопоставление картин продольных и поперечных срезов позволило воссоздать в основных чертах принципы внутреннего устройства жгутика (рис. 14). Цилиндрическое, несколько сужающееся к вершине тело жгутика окружено снаружи тонкой, порядка 90 Å, мембраной, представляющей продолжение плазмалеммы, и заполнено веществом, которое по виду напоминает цитоплазму и в которое погружена система правильно ориентированных микротрубочек. Они располагаются по схеме 9 + 2, что расшифровывается следующим образом: по периферии цилиндра параллельно его поверхности размещается 9 пар тесно прилегающих друг к другу микротрубочек, а в центре его лежат две одиночные микротрубочки. Причем те и другие связаны между собой целой серией переходных структур, в расположении которых усматриваются свои закономерности, что, надо думать, имеет прямое отношение к специфической функции жгутика — осуществлять движение по определенной траектории. Выявленная в жгутиках у водорослей система расположения мик-

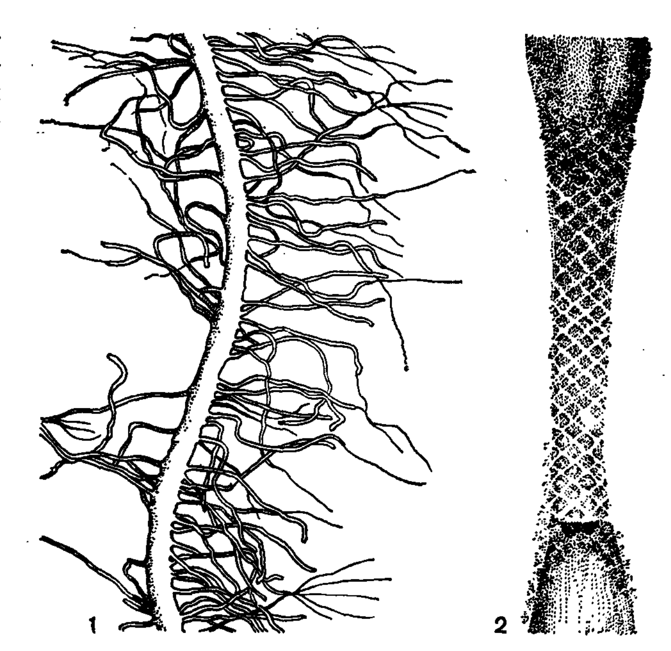


Рис. 13. Поверхностные структуры жгутиков:

1 — мастигонемы на жгутике сперматозоидов бурой водоросли Himanthalia lorea; *2* — чешуйки на жгутиках сперматозоида харовой водоросли Chara corallina.

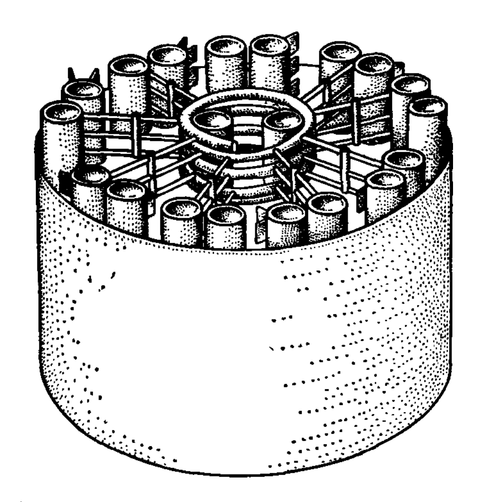


Рис. 14. Схема организации фибриллярных ультраструктур стержня реснички.

ротрубочек присуща подавляющему большинству организмов не только растительного, но и животного происхождения. Отклонения в сторону упрощения или усложнения отмечаются крайне редко и обычно связаны, соответственно, с ослаблением или повышением частоты биения жгутика и с особенностями его движения.

При основании каждого жгутика лежит базальное тело (рис. 2, *2з*). Оно имеет вид короткого, длиной около 2 *мкм* цилиндра, в периферической части которого располагается 9 триплетов микротрубочек, представляющих единую систему с периферическими парами микротрубочек жгутика. Обычно базальное тело одного жгутика лежит под углом 90 или 180° к базальному телу другого. Иногда базальные тела соединяются перемычкой, что обеспечивает максимальную согласованность в их действиях.

От базального тела внутрь цитоплазмы довольно часто, но не всегда отходит один или несколько так называемых жгутиковых корешков или ризопластов (рис. 2, *2k*). Ризопласт представляет собой сложную систему, состоящую из двух компонентов: из одиночных или собранных в пучок (по 2—9) микротрубочек, которые направляются к плазмалемме, выполняя там роль цитоскелетных образований, и из поперечно-исчерченной, фибриллярной по своей природе структуры, направляющейся к ядру и, как у хризомонад, там закрепляющейся. Последнее указывает на связь жгутиков с этой клеточной органеллой. Таким образом, двигательный аппарат клетки представляет сложную систему, состоящую из жгутиков, базальных тел и ризопластов.

У подвижных или потерявших подвижность водорослей нередко обнаруживаются структуры, по своей внутренней организации очень напоминающие базальные тела. Они обычно располагаются около ядра (рис. 2, *2 и*), а во время его деления расходятся в противоположные стороны, образуя своеобразные полюсы, или центры, деления, за что и получили название центриолей. Центриоли — непременные структуры клеток животных организмов, а среди растений встречаются только у водорослей. Как показывают ультраструктурные исследования, центриоли, с одной стороны, связаны с ядром, а с другой — с двигательным аппаратом клетки, объединяя их в своеобразный комплекс.

Интересно, что если между двигательным аппаратом клетки и ядром в отдельных случаях все же можно наблюдать отчетливую структурную связь, то между двигательным аппаратом и стигмой, вопреки ожиданиям, таковой не обнаружено, хотя взаимодействие, пусть и опосредованное, безусловно должно существовать.

В процессе филогенетического развития водорослей жгутиковый аппарат, как это случилось и с пиреноидом, постепенно редуцировался. Это сопровождалось сначала частичной, а затем и полной утратой подвижности, распадением жгутиково-ядерного комплекса и исчезновением центриолей в клетке.

В настоящее время не вызывает сомнения, что водоросли дали начало наземным растениям, проложив им дорогу на сушу. Этот акт подготавливался всем ходом развития водорослей, в котором решающая роль, по-видимому, принадлежала клетке. Большое разнообразие строения, состава и свойств отдельных клеточных компонентов свидетельствует о том, что здесь шел интенсивный формообразовательный процесс. На его основе методом проб и ошибок отбирались наиболее перспективные структуры и создавался такой тип клеточной организации, который позволил растениям перейти к наземному образу жизни.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ТЕЛА ВОДОРОСЛЕЙ

В отличие от высших растений, целиком и полностью характеризующихся одним листостебельным типом строения (другая структура у них вызвана вторичным упрощением), водоросли в пределах слоевцового типа строения обнаруживают исключительное морфологическое разнообразие. Тело водорослей, как уже упоминалось, может быть всех четырех степеней сложности, вообще известных для организмов,— одноклеточным, колониальным, многоклеточным и неклеточным. Размеры их в пределах каждой из этих форм отличаются огромным диапазоном — от микроскопических до очень крупных. Так, некоторые виды одноклеточной сине-зеленой водоросли синехоцистис (Synechocystis) едва достигают 1 *мкм*, одноклеточные зеленые водоросли из рода хлорелла (Chlorella) могут быть в 2 *мкм*, а длина клеток, образующих междоузлия в стеблевидных талломах харовых водорослей, часто составляет 15—20 *см*.

Однако самыми крупными размерами отличаются многоклеточные морские бурые водоросли, слоевища которых у отдельных

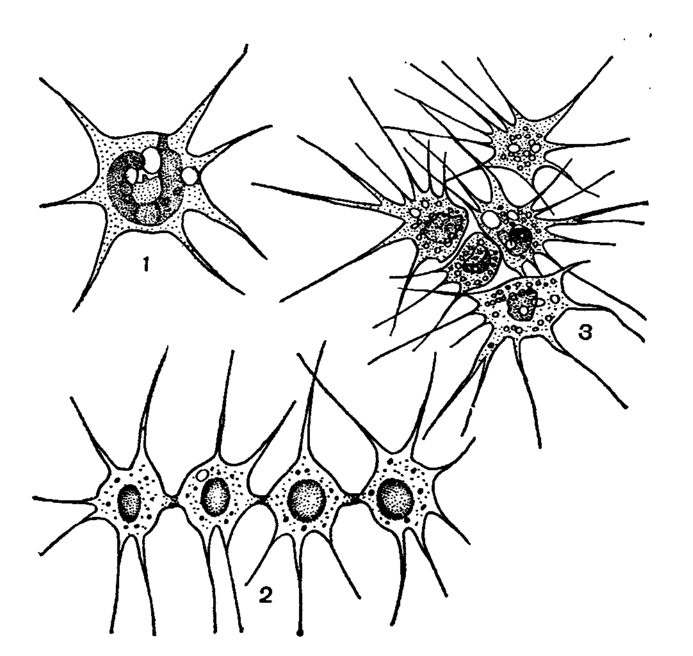


Рис. 15. Амебоидная структура у золотистых водорослей:

1 — одиночные клетки Chrysamoeba; *2* — рядовое объединение клеток Chrysidiastrum; *3* — групповое объединение клеток Rhizochrysis.

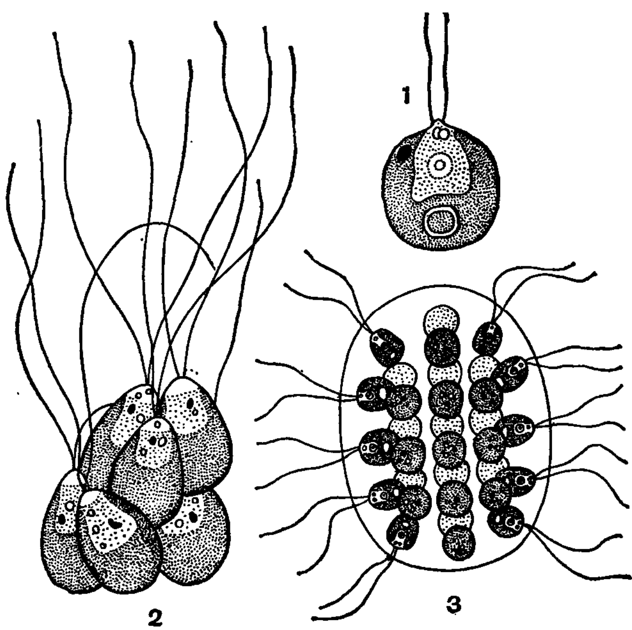


Рис. 16. Монадная структура у зеленых водорослей:

1 — одиночная клетка Chlamydomonas; *2* — колония Pyrobotrys, образованная срастанием клеток; *3* — колония Eudorina, образованная слизью.

видов, например у макроцистиса (Macrocystis pyrifera), могут достигать в длину 30—45 *м*.

Водоросли поражают многообразием своего внешнего облика. Вместе с тем все это исключительное многообразие имеет в своей основе несколько хорошо обособленных типов морфологической структуры, являющихся выражением главнейших ступеней морфологической дифференциации тела водорослей в процессе эволюции. Важно отметить, что эти ступени то в большей, то в меньшей степени повторяются в разных отделах водорослей, что свидетельствует об известном параллелизме эволюционного развития в пределах этих отделов.

В настоящее время различают 9 основных типов морфологической структуры тела водорослей. Из них 4 относятся к одноклеточным формам, 1 — к неклеточным, остальные 4 — к многоклеточным (колониальные формы, будучи существенным этапом на пути усложнения организации водорослей, все же являются лишь разновидностью одноклеточного строения).

1. **Амебоидная структура** представлена одноклеточными организмами, лишенными твердой клеточной оболочки и постоянной формы тела (рис. 15). Такие организмы, выпуская псевдоподии, способны совершать ползающие движения, подобно простейшим животным — амебам. Псевдоподии часто бывают длинными и тонкими, и тогда их называют ризоподиями (отсюда другое название этой структуры — ризоподиальная). Иногда несколько клеток подобного строения соединяются своими ризоподиями или даже сливаются в плазмодии.

Амебоидное строение могут временно приобретать некоторые одноклеточные водоросли, обладающие жгутиками (монадная структура, см. ниже), путем сбрасывания их или втягивания внутрь. Амебоидная структура свойственна ряду представителей пирофитовых, золотистых и желто-зеленых водорослей.

Амебоидная структура является наипростейшим типом строения одноклеточного организма, и есть все основания считать, что в процессе эволюции она была самым первым этапом при возникновении клеточного уровня жизни. Это не исключает, однако, того, что в некоторых случаях у современных водорослей она может быть следствием вторичного упрощения строения монадных форм.

2. **Монадная структура** свойственна одноклеточным организмам с твердой клеточной оболочкой или достаточно прочным перипластом и характеризуется наличием у таких клеток одного, двух или нескольких жгутиков, с помощью которых они активно двигаются в воде (рис. 16). Некоторые монадные формы вторично лишены жгутиков, и тогда, как правило,

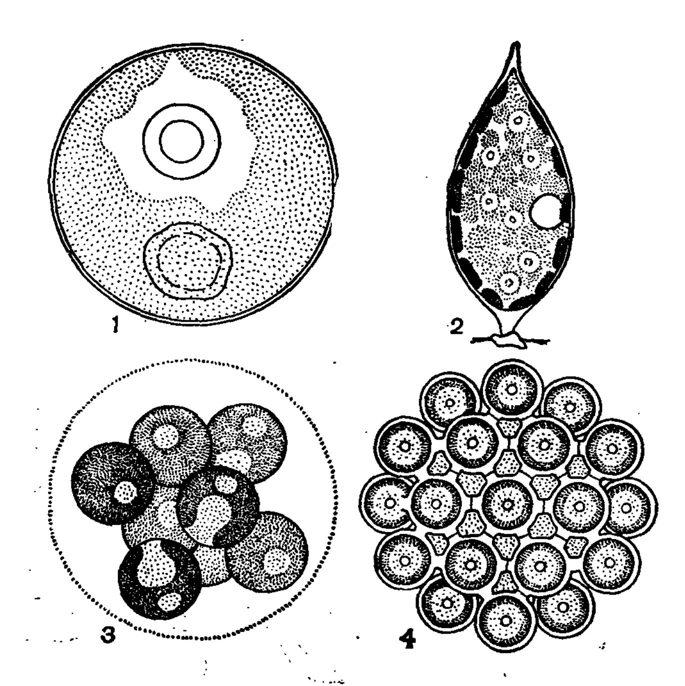


Рис. 17. Коккоидная структура у зеленых водорослей:

1 — одиночная клетка Chlorococcum; 2 — одиночная клетка Characium; 3 — колония Sphaerocystis, образованная слизью; 4 — колония Coelastrum, образованная срастанием клеток.

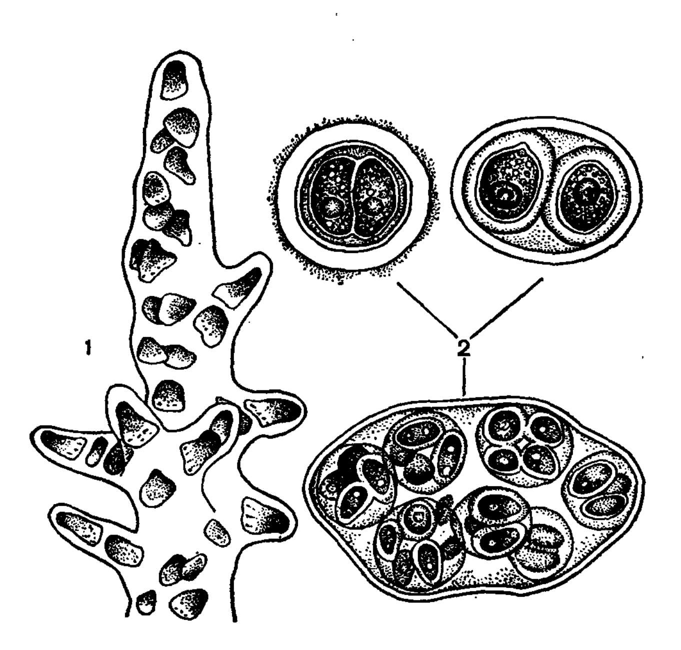


Рис. 18. Пальмеллоидная структура и пальмеллевидное состояние:

1 — пальмеллоидная структура у золотистой водоросли Hydrurus (часть таллома); 2 — пальмеллевидное состояние у зеленой водоросли Chlamydomonas.

их тело способно менять свою форму (**метаболия**).

Монадная структура очень широко распространена в мире водорослей — она свойственна многим представителям в отделах пирофитовых, золотистых, эвгленовых, желто-зеленых и зеленых водорослей, причем у первых трех она является преобладающей.

Среди водорослей этого уровня организации часто встречаются колониальные формы, представляющие собой собрание отдельных клеток монадного строения, объединенных слизью в одно целое. Форма таких колоний и строение слизи у разных водорослей могут существенно различаться; в некоторых случаях клетки бывают связаны друг с другом плазмодесмами.

У большинства колониальных форм монадного строения клетки внутри колоний не обнаруживают различий, только у немногих из них наблюдается разделение на вегетативные, отличающиеся меньшими размерами, и на более крупные, служащие для размножения (например, у вольвокса и плеводорины из отдела зеленых водорослей).

Наконец, у многих водорослей во всех отделах, за исключением сине-зеленых и красных, независимо от структуры талломов в вегетативном состоянии, монадным строением обладают подвижные воспроизводительные клетки, служащие для бесполого размножения (зооспоры), а при наличии полового процесса — и гаметы (мужские, а в некоторых случаях и женские).

Монадная структура многими альгологами принимается за первичную и исходную в филогенезе водорослей, однако имеется достаточно веских оснований считать ее вторичной, образовавшейся из амебоидной. Во всяком случае, несомненно, что монадная структура в процессе эволюции водорослей оказалась весьма прогрессивной и сохранилась у них на стадиях размножения вплоть до наиболее сложно организованных форм.

3. **Коккоидная структура** характеризуется отдельными клетками, снабженными твердой оболочкой и в вегетативном состоянии постоянно лишенными жгутиков или псевдоподиев (рис. 17). Вследствие такого устройства водоросли коккоидной структуры не способны к активному движению (исключение составляют только десмидиевые и диатомовые водоросли, но аппарат движения у них совершенно другой — выделение слизи), они или свободно живут и могут лишь пассивно переноситься водой, или прикрепляются к субстрату. Форма таких клеток необычайно разнообразна — от простой шаровидной до самой причудливой; оболочка у них гладкая или с различными выростами,

цельная или пористая и т. д. Многим водорослям коккоидной структуры свойственно образование колоний различной формы, со слизью или без нее.

Коккоидная структура чрезвычайно широко распространена у водорослей и в большей или меньшей степени наблюдается во всех отделах, где имеются одноклеточные формы. В отделе диатомовых водорослей, очень многочисленных и широко распространенных, она является единственной.

В эволюционном отношении коккоидная структура интересна как такая ступень морфологической дифференциации водорослей, на основе которой стало возможно возникновение многоклеточных талломов.

4. **Пальмеллоидная структура** представляет собой усложненный вариант коккоидной структуры, выражающийся в образовании водорослями достаточно крупных, преимущественно прикрепленных к субстрату слизистых тел определенной формы, содержащих внутри множество коккоидных клеток (рис. 18). Клетки объединяются в этой слизи чисто механически и плазматических связей не имеют. Такое строение широко распространено среди водорослей, но о пальмеллоидной структуре говорят лишь тогда, когда оно является постоянной формой их вегетативного роста; если же только временной стадией, то тогда его называют пальмеллевидным состоянием.

В пальмеллевидное состояние могут переходить многие одноклеточные подвижные и неподвижные водоросли (преимущественно при наступлении неблагоприятных условий); в меньшей степени оно наблюдается у водорослей иной структуры. Образующиеся при этом слизистые тела не достигают крупных размеров и не имеют определенной формы.

5. **Нитчатая структура,** как следует из названия, представлена талломами, состоящими из нескольких, нередко очень многих клеток, расположенных в форме нити. Нити могут быть простыми и разнообразно ветвящимися, свободноживущими, прикрепленными и объединенными в слизистые колонии (рис. 19).

Нитчатая структура в мире водорослей является простейшей формой многоклеточного слоевища и свойственна огромному количеству представителей из разных отделов. Клетки в нитчатых слоевищах тесно связаны друг с другом, во многих случаях здесь доказано наличие пор и плазмодесм, проходящих через поперечные клеточные перегородки. Вместе с тем распадение нитей на участки и даже на отдельные клетки является обычным способом вегетативного размножения многих нитчатых водорослей.

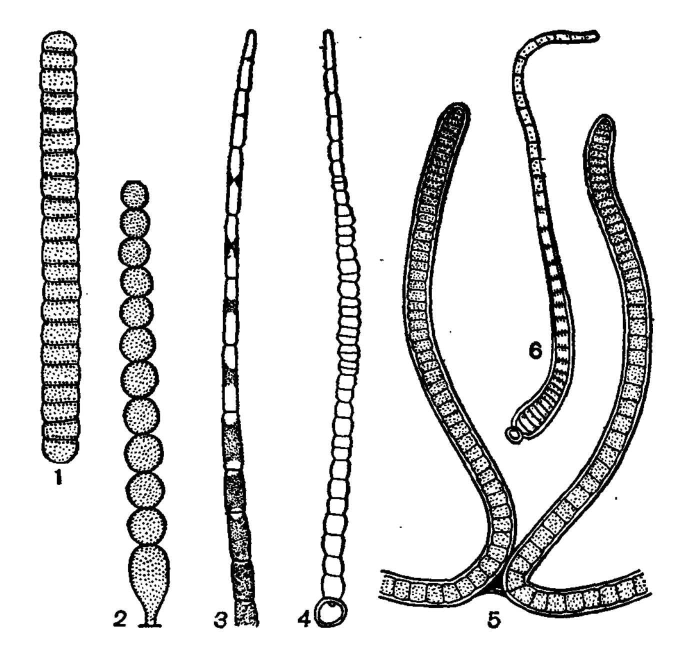


Рис. 19. Нитчатая структура у сине-зеленых водорослей:

1 — простейшее строение нити с диффузным ростом у Oscillatoria; 2 — нить с дифференцированным основанием у Endonema; 3 — верхушка нити у Rivularia, вытянутая в волосок; 4 — интеркалярный рост у Gloeotrichia; 5 — апикальный рост на концах ветвей у Scytonema; 6 — базальный рост у Calothrix.

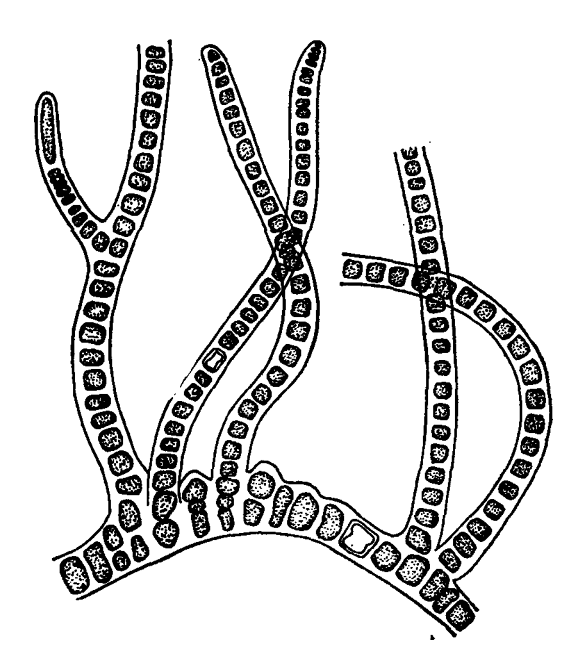


Рис. 20. Разнонитчатая структура у сине-зеленой водоросли Fischerella.

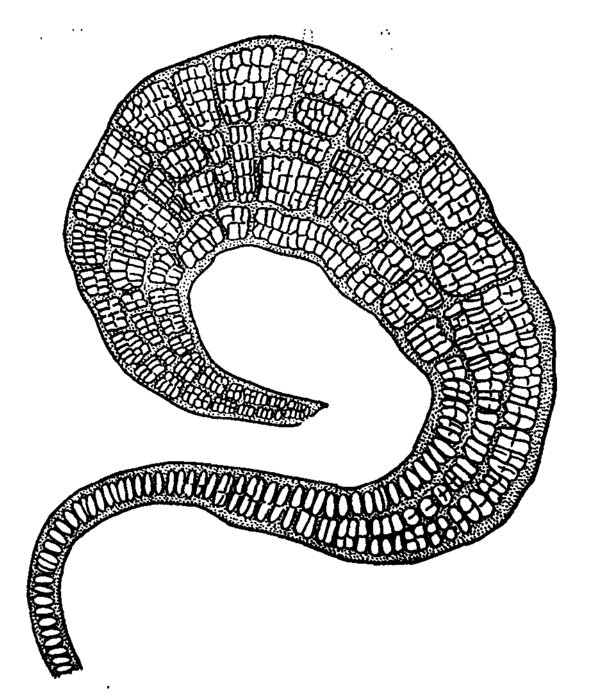


Рис. 21. Пластинчатая структура у зеленой водоросли Prasiola: однорядная нить, разрастающаяся в однослойную пластинку.

В простейших случаях талломы нитчатой структуры слагаются из одного ряда клеток, вполне подобных друг другу. Наряду с этим многочисленны водоросли, у которых нити изменяются к концам — утончаются, или расширяются, или имеют конечные клетки, отличающиеся по форме от остальных. Различия в строении концов нитей бывают наиболее отчетливыми при прикрепленном образе жизни, определяющем полярность нити. При этом нередко нижняя клетка превращается в ризоид или стопу, а к вершине нити меняется форма клеток.

Рост нитчатых талломов происходит по-разному. Если способностью делиться обладают все клетки нити, то рост называют диффузным. В других случаях делятся не все клетки, а только часть их, и тогда рост нити происходит в определенных ее участках, называемых зоной роста или меристемальной зоной. В зависимости от положения меристемальной зоны на нити различают, кроме диффузного, еще три типа роста: интеркалярный, если зона роста расположена в средней части нити (обычно ближе к ее вершине), апикальный рост, осуществляемый делением преимущественно конечных клеток, и базальный рост, происходящий за счет деления клеток, расположенных у основания нити.

Нитчатая структура в эволюционном отношении интересна как исходная ступень для образования ряда более сложных многоклеточных структур, присущих многим водорослям, которые могут быть правильно поняты только как производное нити.

6. **Разнонитчатая структура** (иногда ее называют гетеротрихальной). Талломы данной структуры, будучи нитчатыми в своей основе, подразделяются на две части: стелющуюся по субстрату, горизонтальную, и прямо стоящую, вертикальную (рис. 20). В исходном варианте горизонтальная часть состоит из ветвящихся, обычно тесно расположенных нитей, которые или отчетливо различимы, или полностью смыкаются в сплошную псевдопаренхиматическую клеточную пластинку, нарастающую по периферии и уже не имеющую следов нитчатого строения. Вертикальную часть образует одна или многие, часто ветвящиеся нити, на которых обычно развиваются органы размножения.

В результате вторичных изменений — редукции или чрезмерного развития одной из этих частей — такое строение может резко нарушаться, что в некоторых случаях приводит к полной утрате характерных черт разнонитчатого строения. Так, при тесном соединении горизонтально расположенных нитей и более или менее полном исчезновении вертикальных нитей (иногда они сохраняются только в форме волосков) слоевище приобретает форму простого однослойного диска, целиком прикрепленного к субстрату.

В других случаях недоразвивается или полностью выпадает горизонтальная часть слоевища, тогда как вертикальные нити оказываются сильно развитыми и хорошо дифференцированными.

Разнонитчатая структура в том или ином выражении представлена в отделах сине-зеленых, зеленых, золотистых, бурых и красных водорослей, где она является или постоянной формой существования, или временным состоянием.

7. **Пластинчатая структура** характеризуется многоклеточными слоевищами в форме пластинок, состоящих из одного, двух или нескольких слоев клеток (рис. 21). Образование их всегда начинается с нити и происходит в результате продольного деления клеток, составляющих нить. Если возникающие продольные перегородки располагаются строго в одном направлении, то пластинка сохраняется однослойной; при возникновении перегородок, параллельных первоначальной пластинке, образуется два и более клеточных слоев. Двухслойные пластинчатые слоевища у некоторых водорослей еще на начальных стадиях их формирования превра-

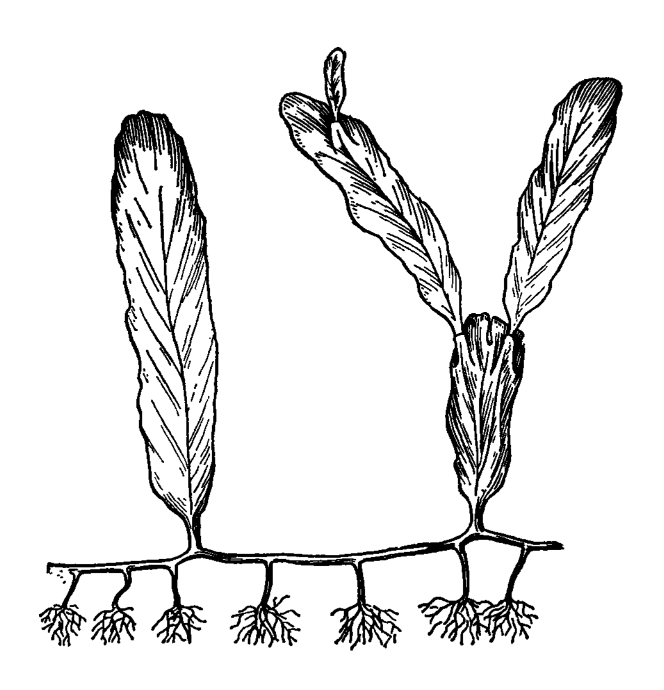


Рис. 22. Сифональная структура у морской зеленой водоросли Caulerpa (часть таллома).

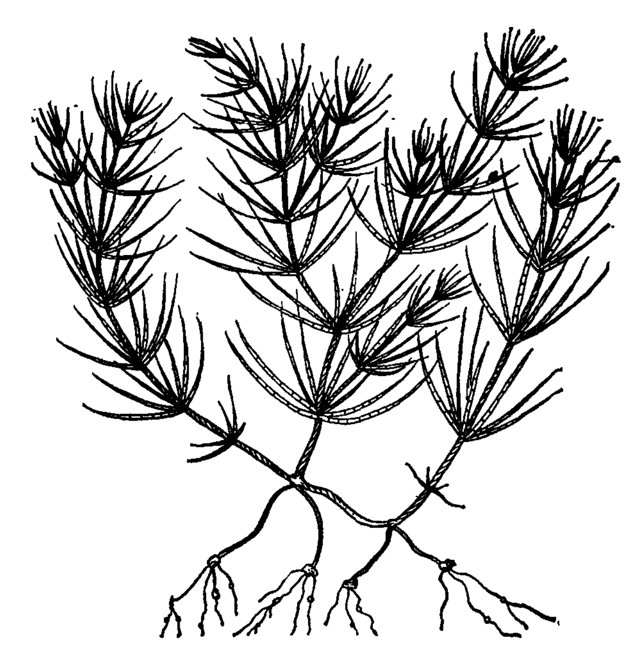


Рис. 23. Харофитная структура: молодой экземпляр Chara.

щаются в трубку или мешок вследствие расхождения слоев в середине при сохранении их связи по краям. В результате этого внутри образуется полость, а стенки становятся однослойными. Трубчатые слоевища по мере разрастания могут ветвиться.

Пластинчатые водоросли растут либо свободно распростертыми по субстрату, либо прикрепленными к нему в одном месте края пластинки. Они хорошо представлены в отделах зеленых, бурых и красных водорослей.

8. **Сифональная структура** представляет собой особый тип строения, свойственный только некоторым водорослям и нередко называемый неклеточным. Отличительной чертой его является отсутствие внутри слоевищ клеточных перегородок при наличии большого количества ядер. Такие слоевища иногда достигают довольно крупных размеров, а внешнее их расчленение может быть очень сложным (рис. 22).

Пресноводные водоросли сифональной структуры имеют вид или слабоветвящихся нитей, различимых простым глазом, или шаровидных телец размером с булавочную головку, снабженных разветвленными ризоидами. Сифональные представители морских водорослей отличаются большим разнообразием внешнего облика и подчас очень сложным расчленением слоевищ, принимающих у некоторых видов подобие деления на стебли, листья и корни. У таких сложных форм внутри обычно образуются впячивания стенок, придающие всему сифону механическую прочность.

Сифональная структура хорошо выражена в отделах зеленых и желто-зеленых водорослей. Предположения о путях ее образования до сих пор еще различны. Можно допустить независимое происхождение ее двумя путями: от водорослей коккоидной и нитчатой структуры, т. е. в результате усложнения одноклеточного и упрощения многоклеточного строения.

9. **Харофитная структура**, свойственная только харовым водорослям (отдел Charophyta), характеризуется крупными многоклеточными слоевищами линейно-членистого строения, состоящими из главного побега с ветвями и отходящими снизу ризоидами и сидящих на нем мутовками членистых боковых побегов, у некоторых форм ветвящихся (рис. 23). Места расположения мутовок на главном побеге называют узлами, части главного побега между узлами — междоузлиями. Междоузлия и членики боковых побегов всегда образованы только одной сильно вытянутой клеткой, но у многих видов рода хара (Chara) эти клетки снаружи обрастают еще одним слоем линейно расположенных дополнительных клеток, слагающих так называемую кору.

Харофитная структура настолько своеобразна, что пути ее возникновения до сих пор остаются неясными, а в эволюционном отношении она является, несомненно, тупиковой.

РАЗМНОЖЕНИЕ И ЦИКЛЫ РАЗВИТИЯ ВОДОРОСЛЕЙ

Воспроизведение себе подобных у водорослей совершается посредством вегетативного, бесполого и полового размножения.

Вегетативное размножение одноклеточных водорослей заключается в делении особей надвое. У многоклеточных водорослей оно происходит несколькими способами, в том числе при механическом разрушении слоевища на части (волнами, течением, в результате погрызов животными) или вследствие процессов, сопровождающихся распадением нитей на многоклеточные или одноклеточные части. Например, делению нитей сине-зеленых водорослей на части нередко предшествует отмирание отдельных клеток. Иногда для вегетативного размножения служат специальные образования. На слоевищах сфацелярии (из бурых водорослей) вырастают почки, которые опадают и прорастают в новые слоевища. Харовые водоросли образуют одноклеточные или многоклеточные клубеньки, перезимовывающие и дающие новые растения. У ряда нитчатых водорослей (например, у улотрикса из зеленых) отдельные клетки округляются, накапливают большое количество запасных питательных веществ и пигментов, одновременно происходит утолщение их оболочки. Такие клетки называют акинетами. Они способны переживать неблагоприятные условия, когда обычные вегетативные клетки погибают, что ведет к разрушению нити. Подобного типа акинеты есть у нитчатых сине-зеленых водорослей, но их подчас называют спорами. Некоторые красные, бурые, зеленые и харовые водоросли имеют стелющиеся побеги, на которых вырастают новые слоевища.

Размножение частями слоевищ не всегда приводит к возобновлению нормальных растений. Морские водоросли, растущие исключительно на твердых грунтах (камнях и скалах), нередко частично или полностью разрушаются под действием волн. Оторванные части или целые слоевища не способны снова закрепиться на твердых грунтах, так как этому мешает постоянное движение воды. Кроме того, органы прикрепления вновь не образуются. Течения относят такие слоевища в наиболее спокойные места, обычно с илистым или песчаным дном, где они продолжают расти, лежа на грунте. Со временем более старые части отмирают и отходящие от них ветви превращаются в самостоятельные слоевища. Таким способом происходит их постоянное вегетативное размножение. При этом вследствие произрастания в спокойных местах такие водоросли сильно видоизменяются: ветви их становятся тоньше, у́же и слабее разветвляются. В подобных случаях говорят о неприкрепленных или свободноживущих формах соответствующих видов. Иногда они образуют крупные скопления, например неприкрепленные формы красных водорослей: филлофора в Черном море, фурцеллярия в Балтийском море, анфельция в дальневосточных морях.

Неприкрепленные формы донных водорослей никогда не образуют органов полового и бесполого размножения. Органы размножения можно наблюдать у них крайне редко — на тех обрывках или слоевищах, которые были оторваны после закладки указанных органов. В этих случаях их развитие и созревание завершаются нормально, но в последующем органы размножения уже не развиваются вновь.

Вегетативное размножение в сущности представляет собой форму бесполого размножения, осуществляемого вегетативными частями.

Бесполое размножение настоящее сопровождается, во-первых, делением протопласта клетки на части и, во-вторых, выходом продуктов деления из оболочки материнской клетки. При этом перед делением протопласта в нем происходят какие-то не вполне изученные процессы физиологической перестройки, ведущие к его омоложению. Выход продуктов деления из оболочки материнской клетки — наиболее существенное отличие настоящего бесполого размножения от вегетативного. Бывает, что в клетках образуется по одной споре, но, в отличие от акинет, они покидают оболочку материнской клетки.

Бесполое размножение водорослей происходит посредством спор или зооспор (спор со жгутиками). Они образуются или в клетках, не отличающихся по форме от других клеток, или в особых клетках, называемых спорангиями, которые нередко имеют другие размеры и форму, чем вегетативные. Главное отличие спорангиев от других клеток заключается в том, что они возникают как выросты обычных клеток и выполняют только функцию образования спор. Отличительная особенность спор и зооспор — упрощенная по сравнению с обычными клетками форма и мелкие размеры. Они бывают шаровидными, эллипсоидными или яйцевидными, покрытыми оболочкой или без нее.

Сине-зеленые водоросли, являющиеся прокариотами, имеют два рода спор — эндоспоры и экзоспоры. Эндоспоры образуются по нескольку в клетках в результате дробления содержимого. Экзоспоры возникают как вырост протопласта на вершине клетки (только у одноклеточных представителей порядка хамесифоновых); по мере его роста в длину появляются перетяжки, отчленяющие шаровидные споры.

Образованию спор и зооспор у эукариотических водорослей как в спорангиях, так и в вегетативных клетках предшествует деление ядра. При этом в зависимости от особенностей цикла развития может происходить редукция числа хромосом (мейоз). Дочерние ядра равномерно распределяются в цитоплазме. Одновременно делятся хлоропласты и другие органеллы, после группировки их вокруг отдельных ядер происходит деление цитоплазмы и окончательное формирование спор или зооспор. У некоторых динофитовых зооспоры образуются почкованием на поверхности материнской клетки.

У большинства эукариотических водорослей бесполое размножение осуществляется посредством зооспор. В одной клетке или спорангии их может быть от одной (эдогониум из зеленых) до нескольких сотен (кладофора из зеленых). Зооспоры могут иметь различное строение, что в известной мере отражает различия в строении одноклеточных водорослей, бывших предками соответствующих групп. Зооспоры бывают с одним, двумя, четырьмя или множеством жгутиков; в последнем случае они располагаются венчиком на конце.

У водорослей можно встретить несколько типов спор. Многие хлорококковые из зеленых и желто-зеленых имеют споры, одевающиеся оболочкой внутри материнской клетки. Такие споры называют а п л а н о с п о р а м и. При образовании особо утолщенной оболочки их именуют г и п н о с п о р а м и, так как они способны длительный срок находиться в состоянии покоя. Гипноспоры формируются по одной в клетке, но, в отличие от акинет, оболочка материнской клетки не участвует в образовании их оболочки. Иногда апланоспоры сразу в материнской клетке приобретают форму, подобную ей. В таких случаях говорят об а в т о с п о р а х. Существуют еще споры, в названии которых отражается число их в спорангии: т е т р а с п о р ы — образуются по 4 (многие красные и диктиотовые из бурых), б и с п о р ы — две споры в спорангии (некоторые кораллиновые из красных), м о н о с п о р ы — одна спора в спорангии (некоторые красные).

Споры и зооспоры обычно выходят в воду через отверстие в стенке спорангия целой группой, окруженные слизистой оболочкой, которая вскоре расплывается. Зооспоры по выходе из спорангия, находясь еще в общей оболочке, начинают активно двигаться и после разрыва оболочки моментально расплываются в разные стороны. Подобным образом выходят и гаметы при половом размножении.

Половое размножение заключается в слиянии двух клеток (гамет), в результате чего образуется з и г о т а, вырастающая в новую особь или дающая зооспоры. У водорослей

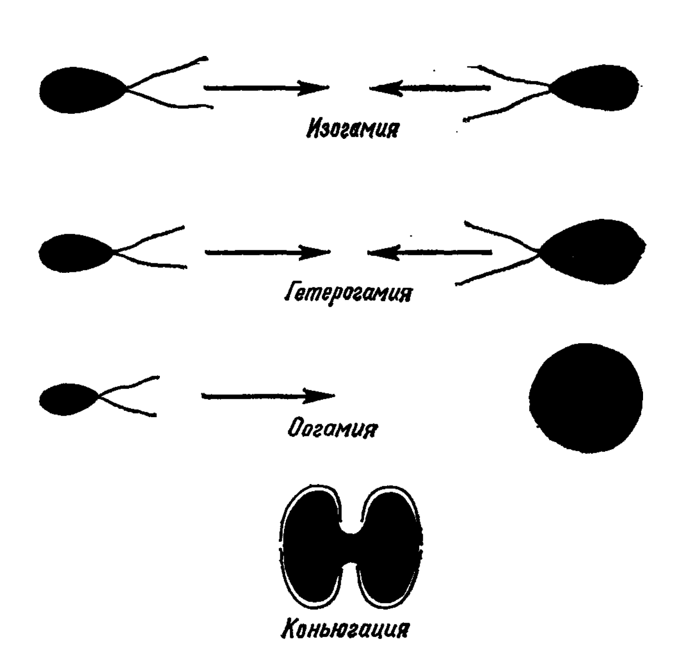


Рис. 24. Формы полового процесса у водорослей.

половое размножение бывает нескольких типов. В простейшем виде оно представляет соединение содержимого двух вегетативных клеток. У одноклеточных жгутиковых водорослей (некоторые вольвоксовые) половой процесс сводится к слиянию двух особей и называют его г о л о г а м и е й. При слиянии содержимого двух безжгутиковых вегетативных клеток половой процесс называют к о н ъ ю г а ц и е й (рис. 24). Это единственная форма полового размножения в классе конъюгат из зеленых водорослей. Гораздо чаще половое размножение у водорослей, в том числе у одноклеточных жгутиковых, связано с дроблением содержимого клеток и образованием внутри их специализированных половых клеток — г а м е т. У всех водорослей, кроме конъюгат и красных водорослей, по крайней мере мужские гаметы имеют жгутики, а у гамет противоположного пола они имеются не всегда. Образуются гаметы так же, как споры и зооспоры. Особые вместилища гамет называют г а м е т а н г и я м и. Число гамет в клетке или гаметангии может колебаться от одной до нескольких сотен. У примитивных водорослей гаметы формируются в вегетативных клетках.

В зависимости от относительных размеров гамет, участвующих в слиянии, различают следующие типы полового процесса (рис. 24):

1) и з о г а м и я — гаметы одинаковой величины и формы;

2) г е т е р о г а м и я, или анизогамия, — одна гамета (женская) крупнее другой (мужской), но сходна с ней;

3) о о г а м и я — женская гамета, называемая яйцеклеткой, лишена жгутиков, неподвижна и значительно крупнее мужской, которую называют сперматозоидом или антерозоидом, она может быть бесцветной; гаметангии с яйцеклетками именуются оогониями, а гаметангии с мужскими гаметами — сперматангиями или антеридиями;

4) а в т о г а м и я — особый тип полового процесса, распространенный у части диатомовых. Заключается он в том, что ядро клетки предварительно делится с мейозом на 4 ядра, два из них разрушаются, и оставшиеся два ядра сливаются, образуя вновь диплоидное ядро. Автогамия не сопровождается увеличением числа особей, а лишь их омоложением.

При гетеро- и оогамии мужские и женские гаметы могут развиваться на одной особи или колонии (о б о е п о л ы е, или о д н о д о м н ы е, виды) или на разных (р а з д е л ь н о п о л ы е, или д в у д о м н ы е, виды). Среди водорослей, для которых характерна изогамия, существуют г о м о т а л л и ч н ы е виды (у них сливаются гаметы из одного слоевища или колонии) и г е т е р о т а л л и ч н ы е (слияние возможно только между гаметами из разных особей), которые ввиду отсутствия морфологических различий обозначаются знаками + и —, соответственно различают +гаметы и —гаметы.

В результате слияния гамет образуется шаровидная зигота, при этом жгутики отпадают и появляется оболочка. Зиготы некоторых водорослей какое-то время сохраняют жгутики, тогда получается п л а н о з и г о т а, которая способна плавать от нескольких дней до трех недель. В зиготе происходит слияние двух ядер гамет, и она становится диплоидной. В дальнейшем зиготы разных водорослей ведут себя различно. Одни зиготы вырабатывают толстую оболочку (гипнозиготы) и впадают в период покоя, длящийся до нескольких месяцев. Другие зиготы прорастают без периода покоя. В одних случаях из зигот непосредственно вырастают новые слоевища. В других зиготы делятся с мейозом и образованием зооспор; такие зиготы предварительно растут, и из них в зависимости от размеров выходят 4—32 зооспоры.

Среди водорослей наблюдаются случаи п а р т е н о г е н е т и ч е с к о г о (без оплодотворения) развития женских гамет. Внешне они подобны обычным зиготам, и их называют а з и г о т а м и или п а р т е н о с п о р а м и.

У одного и того же вида водорослей в зависимости от времени года и внешних условий наблюдаются разные формы размножения (бесполое и половое), при этом происходит смена ядерных фаз (гаплоидной и диплоидной). Исключение составляют виды, лишенные полового процесса. Изменения, претерпеваемые особями вида между одноименными стадиями (моментами жизни), составляют его цикл развития.

У одних видов органы бесполого и полового размножения развиваются на разных особях; тогда растения, образующие споры, называют с п о р о ф и т а м и, а растения, производящие гаметы,— г а м е т о ф и т а м и. У других водорослей споры и гаметы образуются на одних и тех же растениях; одновременно у таких видов могут существовать и особи, дающие только споры, т. е. спорофиты (порфира). Сейчас растения, способные производить и споры (зооспоры) и гаметы, как правило, называют гаметофитами. Однако во избежание путаницы с настоящими гаметофитами, производящими только гаметы, их лучше называть г а м е т о с п о р о ф и т а м и.

Развитие органов размножения того или иного типа у гаметоспорофитов определяется температурой. Например, пластинчатые слоевища одного из видов порфиры (Porphyra tenera) при температуре ниже +15, +17 °C производят органы полового размножения, а при более высокой температуре — органы бесполого размножения. И у других водорослей гаметы обычно появляются при более низкой температуре, чем споры. При промежуточной температуре развитие тех или иных органов размножения на гаметоспорофитах определяется другими факторами — интенсивностью света, длиной дня, сезонными изменениями химического состава воды или солености (для морских водорослей). Гаметоспорофиты существуют у улотриксовых, ульвовых и кладофоровых из зеленых водорослей, у эктокарповых, хордариевых, сфацеляриевых и пунктариевых из бурых водорослей, бангиевых и некоторых немалиевых из красных.

Спорофиты и гаметофиты (гаметоспорофиты) бывают одинакового строения или разного, и соответственно существуют понятия изоморфной (сходной) и гетероморфной (разной) смены форм развития (чередования поколений). В отношении большинства водорослей неправильно говорить о чередовании поколений спорофитов и гаметофитов (гаметоспорофитов), так как они нередко существуют одновременно. Иногда они могут расти в несколько различных экологических условиях. Например, спорофит порфиры имеет вид ветвящихся нитей из одного ряда клеток, которые внедряются в известковый субстрат (раковины моллюсков, известковые скалы) и предпочитают слабое освещение, проникая на большую глубину. Гаметоспорофит порфиры пластинчатый и растет вблизи уреза воды, в том числе в приливно-отливной зоне.

Разница в строении спорофитов и гаметофитов (гаметоспорофитов) при гетероморфной сме-

не форм развития может быть очень значительной. Гаметоспорофит или гаметофит может быть многоклеточным, высотой в несколько сантиметров, а спорофит — микроскопическим, одноклеточным (акросифония из зеленых). Возможна и обратная картина, когда гаметофит микроскопический и даже одноклеточный, а спорофит достигает в длину 12 *м* (ламинария японская из бурых). Гаметофиты и спорофиты подавляющего большинства водорослей — самостоятельные растения. У ряда водорослей спорофиты растут на гаметофитах (филлофора Броди из красных) или гаметофиты развиваются внутри слоевищ спорофитов (циклоспоровые из бурых).

Поскольку при половом процессе в результате слияния гамет и их ядер происходит удвоение набора хромосом в ядре, то в последующем в какой-то момент цикла развития наступает редукционное деление ядра (мейоз), в результате которого дочерние ядра получают одинарный набор хромосом. Спорофиты многих водорослей диплоидные, и мейоз в цикле их развития совпадает с моментом образования спор, из которых развиваются гаплоидные гаметоспорофиты или гаметофиты. Такой мейоз называют с п о р и ч е с к о й р е д у к ц и е й (рис. 25,*1*).

В спорофитах примитивных водорослей (кладофора, эктокарпус и многие другие) наряду с гаплоидными спорами могут образовываться диплоидные споры, которые снова развиваются в спорофиты. Споры, появляющиеся на гаметоспорофитах, служат для воспроизведения материнских растений. Спорофиты и гаметофиты водорослей, стоящих на верхних ступенях эволюции, строго чередуются без самовозобновления (ламинариевые из бурых, многие флоридеи из красных).

Ряд водорослей имеют мейоз в зиготе, т. е. з и г о т и ч е с к у ю р е д у к ц и ю (рис. 25, *2*). Она характерна для конъюгат из зеленых водорослей.

Зиготы части пресноводных зеленых водорослей, таких, как вольвоксовые, улотриксовые и др., представляют собой одноклеточные спорофиты. Они производят до 32 зооспор, что по массе во много раз больше, чем пара родительских гамет. Таким образом, у этих водорослей, по существу, наблюдается спорическая редукция.

Некоторые группы водорослей имеют г а м е т и ч е с к у ю р е д у к ц и ю, которая характерна для царства животных. Мейоз происходит при образовании гамет, остальные клетки всегда диплоидные (рис. 25, *3*). Такая смена ядерных фаз присуща диатомовым и циклоспоровым водорослям, а также одному из видов кладофоры (Cladophora glomerata). Интересно отметить, что диатомовые преобладают по количеству видов над другими водорослями и

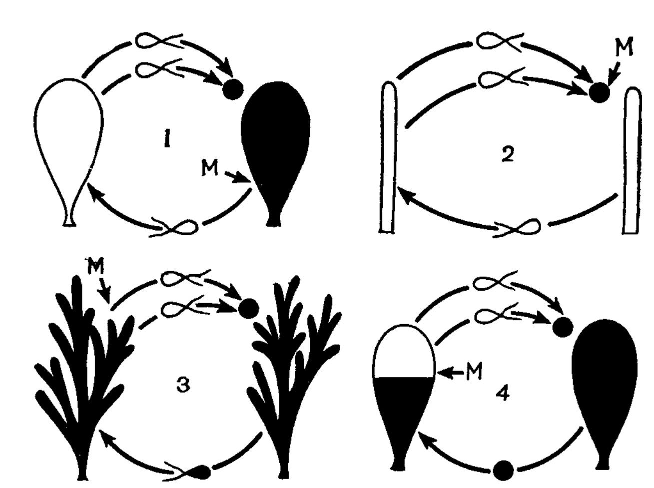


Рис. 25. Смена ядерных фаз у водорослей:

1 — спорическая редукция (ульва); *2* — зиготическая редукция (сфероплея, лишние ядра редуцируются); *3* — гаметическая редукция (кладофора собранная); *4* — соматическая редукция (празиола стебельчатая).

встречаются во всех местообитаниях, где только способны расти водоросли. В свою очередь, циклоспоровые относятся к наиболее массовым морским водорослям. Видимо, цикл развития с гаметической редукцией дает этим водорослям какие-то преимущества.

У зеленой водоросли празиолы (Prasiola stipitata) обнаружена с о м а т и ч е с к а я р е д у к ц и я — мейоз совершается в вегетативных клетках верхней части диплоидного гаметофита, при этом появляются участки гаплоидных клеток, в которых вслед за тем образуются гаплоидные гаметы (рис. 25, *4*).

В цикле развития водорослей, лишенных полового размножения (сине-зеленые, криптофитовые и эвгленовые) или имеющих его в редких случаях (золотистые, желто-зеленые и динофитовые), наблюдаются только изменения в строении тела. Поэтому применительно к таким водорослям принято говорить о ц и к л о м о р ф о з е. Он может охватывать несколько поколений или ограничиваться периодом роста и развития одной особи. В наиболее резкой форме цикломорфоз выражен у гиеллы дернистой (Hyella caespitosa) из сине-зеленых водорослей и у гленодиниума Борге (Glenodinium borgei) из динофитовых.

Как циклы развития, так и цикломорфозы у водорослей отличаются большой пластичностью. Их прохождение во многом определяется экологическими условиями. Поэтому они далеко не всегда сопровождаются строго по-

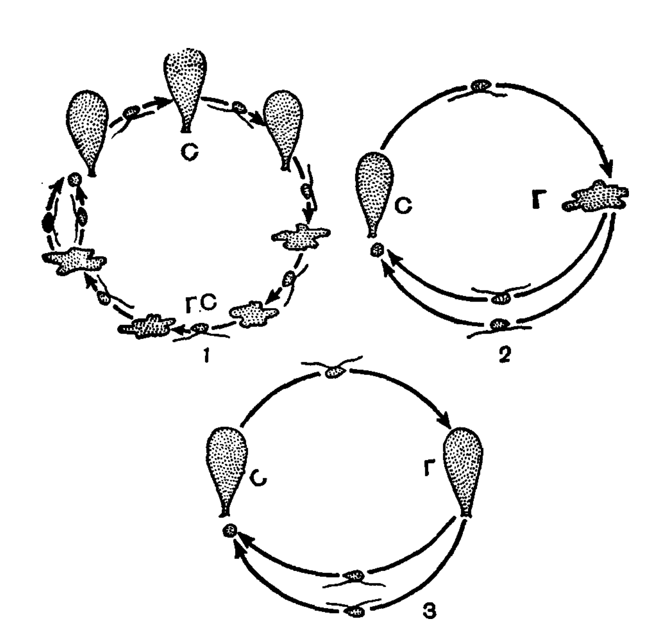


Рис. 26. Циклы развития водорослей:

1 — гетероморфный цикл с нерегулярной сменой форм развития; *2* — гетероморфный цикл с регулярной сменой форм развития; *3* — изоморфный цикл с регулярной сменой форм развития. С — спорофиты, Г — гаметофиты, ГС — гаметоспорофиты.

следовательным проявлением всех стадий. В зависимости от условий произрастания отдельные стадии и формы развития могут выпадать полностью (например, спорофит или гаметоспорофит и гаметофит) или, наоборот, существовать на протяжении нескольких поколений, с тем чтобы на период жизни одного поколения уступить место другой форме развития. Строго упорядоченные циклы развития существуют у водорослей, стоящих на верхних ступенях эволюции (рис. 26).

Зачатки водорослей в виде спор, гамет и зигот не совсем стихийно разносятся водой. Они обладают различного рода таксисами, определяющими направление их движения в зависимости от внешних раздражителей: света (фототаксис), температуры (термотаксис), химических веществ, содержащихся в воде (хемотаксис). Способностью двигаться обладают не только зооспоры, но и споры, лишенные жгутиков. У них наблюдается амебоидное движение, при котором сначала образуется выступ, а затем в него перемещается содержимое всей споры.

Каждый род таксиса может быть положительным или отрицательным. При положительном таксисе зачатки водорослей двигаются в сторону усиления действующего фактора; при отрицательном таксисе — в обратном направлении. Характер таксиса определяется интенсивностью фактора и физиологическим состоянием двигающихся клеток. Слишком сильное освещение вызывает изменение положительного фототаксиса на отрицательный. Фототаксис зооспор бентосных (донных) водорослей, первоначально положительный, со временем сменяется на отрицательный, что обеспечивает оседание их на дно. Отрицательный фототаксис наблюдается также у зигот донных водорослей. Мужские гаметы обладают хемотаксисом, позволяющим им двигаться в сторону неоплодотворенных женских гамет, выделяющих особые химические вещества. Обнаружено, что споры некоторых бентосных морских водорослей, видимо, путем изменения объема тела и, таким образом, удельного веса концентрируются в слоях воды с определенной температурой и соленостью. В зависимости от направления течения в этих слоях споры выносятся к определенным участкам побережья, где и происходит развитие слоевищ.

Течения служат основным средством переноса зачатков на большие расстояния. Зооспоры сохраняют жизнеспособность в течение нескольких дней. Более длительное перемещение зачатков водорослей происходит плодоносящими слоевищами или их частями, которые сохраняются в живом состоянии до конца периода вегетации.

Наличие жгутиков у зооспор и некоторых гамет обеспечивает их перемещение в пределах лишь нескольких метров или десятков метров. Скорость движении зооспор и гамет можно сравнить со скоростью одноклеточных организмов со жгутиками — она не превышает 250 *мкм/сек*, или 0,9 *м/ч*. Такая небольшая скорость имеет значение для выбора наиболее подходящих слоев воды и места для непосредственного прикрепления на дне. На закрепление спор бентосных водорослей оказывает влияние присутствие других организмов и особей или спор данного вида и их число на единицу площади.

Для прорастания спор и зигот водорослей требуется комплекс условий, включающий определенные значения температуры, освещенности, содержания биогенных и биологически активных веществ. В противном случае они не прорастают. При этом зиготы некоторых водорослей, например фукусовых, не принадлежащие к гипнозиготам, сохраняют жизнеспособность в течение трех-четырех месяцев. Воспроизведению и сохранению некоторых водорослей в неблагоприятных условиях способствует образование цист. Они известны у золотистых, желто-зеленых, диатомовых и динофитовых водорослей. В каждой клетке формируется одна циста. Содержимое клетки округляется, и вокруг него вырабатывается твердая оболочка, содержащая кремнезем. При прорастании цист образуется одна особь, реже несколько.

ВОДОРОСЛИ И СРЕДА

ВНЕШНИЕ УСЛОВИЯ ЖИЗНИ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ВОДОРОСЛЕЙ

ВНЕШНИЕ УСЛОВИЯ ЖИЗНИ ВОДОРОСЛЕЙ

Для водорослей как фототрофных организмов первым условием существования является наличие света, источников углерода и минеральных веществ, а основной средой жизни для них служит свободная вода. Однако это справедливо не для всех, а только для большинства водорослей и не исчерпывает всего многообразия наблюдающихся у них способов питания и мест поселения.

Кроме того, на жизнь водорослей оказывают большое влияние и другие химические и физические факторы внешней среды — химический состав субстрата, температура и т. д., весьма различные в разных местах. Физиологическая пластичность водорослей и их приспособленность к разным экологическим условиям поистине огромны.

В силу широкой приспособленности к внешним условиям водоросли в своем расселении по земному шару распределяются в разнообразные экологические группировки, характеризующиеся более или менее определенным составом слагающих их водорослей, приспособленных к определенной амплитуде экологических факторов.

Одним из важнейших факторов в распределении водорослей является общая соленость воды. Основную массу природных бассейнов составляют бассейны морские со средней соленостью 35 *г* солей на 1 *л* воды и бассейны пресноводные, в которых содержится солей примерно 0,01—0,5 *г* на 1 *л* воды. Это определяет разделение водорослей на морские и пресноводные, и только очень немногие из них могут жить как в одной, так и в другой воде. Так, например, почти все бурые и красные водоросли обитают в морях, около половины диатомовых водорослей живет в морской, другая половина — в пресной воде и т. д.

В пределах каждого бассейна — континентального и морского — водоросли могут населять толщу воды, свободно плавать в ней, составляя группировку, называемую планктоном, или поселяться на дне, образуя бентос.

Однако водоросли могут жить не только в водоемах. При наличии хотя бы периодического увлажнения многие из них успешно развиваются на различных наземных предметах — скалах, коре деревьев и т. д. Вполне благоприятной средой для развития водорослей служит также толща почвенного слоя. Наконец, известны и такие группировки, которые характеризуются резко отличными экологическими особенностями, выходящими за рамки обычных условий, нормально свойственных всюду распространенным водным и вневодным местообитаниям. Некоторые из них представляют большой интерес.

Таким образом, здесь рассматриваются следующие экологические группировки, или сообщества (ценозы), водорослей:

1) планктонные водоросли,
2) бентосные водоросли,
3) наземные водоросли,
4) почвенные водоросли,
5) водоросли горячих источников,
6) водоросли снега и льда,
7) водоросли соленых водоемов,
8) водоросли в известковом субстрате.

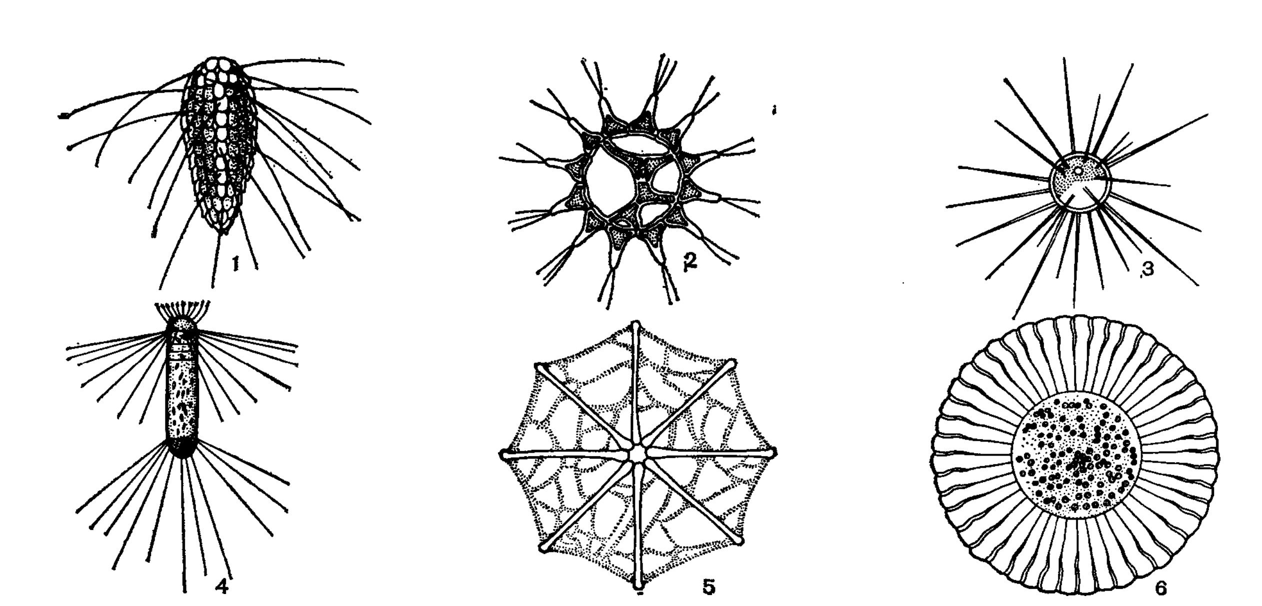


Рис. 27. Внешние приспособления к планктонному образу жизни у водорослей из разных систематических групп:

1—4 — шиповатые формы (*1* — Mallomonas, одноклеточный жгутиконосец из золотистых водорослей с окремнелыми чешуйками на оболочке, снабженными отростками; *2* — колониальная зеленая водоросль педиаструм (Pediastrum) с шипами на краевых клетках; *3* — одноклеточная зеленая водоросль голенкиния (Golenkinia) с шипами, усеивающими оболочку; *4* — одноклеточная диатомея коретрон (Corethron) с тремя венчиками отростков на панцире); *5—6* — парашютные формы (*5* — звездчатая колония диатомеи астерионеллы (Asterionella) со слизистыми тяжами между клетками, образующими парашют; *6* — одноклеточная диатомея планктониелла (Planktoniella) с плоской формой панциря).

ПЛАНКТОННЫЕ ВОДОРОСЛИ

Термин планктон (греч. «планктон» — блуждающее) впервые был введен в науку Гензеном в 1887 г. и по первоначальному представлению означал совокупность организмов, парящих в воде. Несколько позднее в составе планктона стали различать фитопланктон (растительный планктон) и зоопланктон (животный планктон). Следовательно, фитопланктоном называют совокупность свободноплавающих (в толще воды) мелких, преимущественно микроскопических, растений, основную массу которых составляют водоросли. Соответственно каждый отдельный организм из состава фитопланктона называют фитопланктером.

Экологи считают, что фитопланктон в жизни больших водоемов выполняет ту же роль, что и растения на суше, т. е. производит первичное органическое вещество, за счет которого прямо или косвенно (через цепь питания) существует весь остальной живой мир на суше и в воде. Это справедливо. Однако следует помнить, что в состав фитопланктона, так же как и в состав наземных растительных сообществ, входят грибы и бактерии, которые, за редким исключением, не способны сами создавать органическое вещество. Они относятся к той же экологической группе гетеротрофных организмов, питающихся за счет готового органического вещества, к которой принадлежит весь животный мир. Грибы и бактерии участвуют в разрушении мертвого органического вещества, тем самым выполняя хотя и очень важную роль в круговороте веществ, но принципиально иную, чем зеленые растения. Несмотря на это, основной функцией фитопланктона в целом следует все же признать создание органического вещества водорослями. Поэтому далее мы будем говорить здесь лишь о микроскопических водорослях, входящих в состав фитопланктона. Это тем более оправдано, что состав грибов в сообществе фитопланктона изучен еще очень слабо, а планктонные бактерии (бактериопланктон) в экологии водоемов рассматриваются обычно отдельно.

Существование планктонных организмов во взвешенном состоянии в воде обеспечивается некоторыми специальными приспособлениями. У одних видов образуются разного рода выросты и придатки тела — шипы, щетинки, роговидные отростки, перепонки и т. п. (рис. 27); у других видов происходит накопление в теле веществ с удельным весом меньше единицы, например капель жира, газовых вакуолей (у некоторых сине-зеленых водорослей, рис. 28) и т. д. Облегчается масса клетки также путем уменьшения ее размеров: размеры клеток у планктонных видов, как правило, заметно меньше, чем у близкородственных донных водорослей. В планктоне широко распростране-

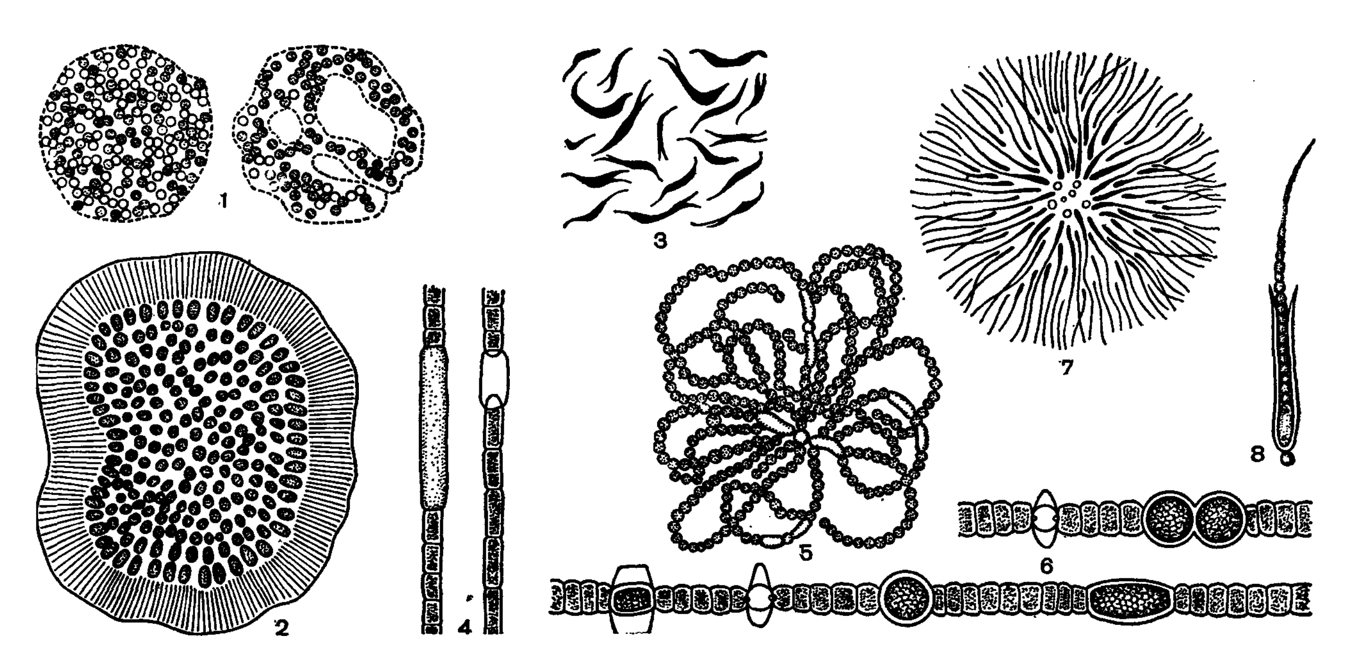


Рис. 28. Планктонные сине-зеленые водоросли с газовыми вакуолями в клетках, вызывающие «цветение» воды:

1 — две колонии микроцистиса (Microcystis aeruginosa), образованные бесструктурной слизью; *2* — колония воронихинии (Woronichinia naegeliana) с штриховатой наружной слизью; *3*, *4* — афанизоменон (Aphanizomenon flos-aquae) (*3* — чешуйки из нитей в натуральную величину, *4* — участки нитей при большом увеличении); *5* — собранные в клубочек нити анабены (Anabaena lemmermannii); *6* — плавающие отдельные нити анабены (Anabaena scheremetievii); *7*, *8* — колония и отдельная нить глеотрихии (Gloeotrichia echinulata) при разных увеличениях. Газовые вакуоли под микроскопом кажутся черными.

ны и мельчайшие организмы, размером в несколько микрометров, образующие так называемый н а н н о п л а н к т о н.

Состав и экология отдельных представителей водорослевого фитопланктона в разных водоемах чрезвычайно разнообразны. Фитопланктон существует в водоемах самой разной природы и самых разных размеров — от океана до маленькой лужи. Его нет лишь в водоемах с резко аномальным режимом, в том числе в термальных (при температуре воды выше +70, +80 °С), заморных (зараженных сероводородом), чистых приледниковых водах, не содержащих минеральных питательных веществ. Отсутствует живой фитопланктон также в пещерных озерах и на больших глубинах водоемов, где недостает солнечной энергии для фотосинтеза. Общее число видов фитопланктона во всех морских и внутренних водоемах достигает 3000.

В разных водоемах и даже в одном и том же водоеме, но в разные сезоны года число и соотношение видов отдельных таксономических групп весьма различны. Рассмотрим основные его комплексы по главным экологическим категориям водоемов.

Морской фитопланктон состоит в основном из диатомовых и перидиниевых водорослей. Применение методов центрифугирования и осаждения помогло обнаружить в планктоне существенное число мелкоразмерных видов, ранее неизвестных. Из диатомовых водорослей в морском фитопланктоне особенно многочисленны представители класса центрических диатомей (Centrophyceae), в частности роды хетоцерос (Chaetoceros), ризосоления (Rhizosolenia), талассиозира (Thalassiosira), коретрон (Corethron), планктониелла (Planktoniella) и некоторые другие (рис. 29, *1—6*), совсем отсутствующие в пресноводном планктоне или представленные в нем лишь небольшим числом видов.

Очень разнообразен в морском фитопланктоне состав жгутиковых форм пирофитовых водорослей, особенно из класса перидиней (рис. 29, *7—10*). Эта группа и в пресноводном фитопланктоне довольно разнообразна, но все же насчитывает меньшее число видов, чем в морском, а некоторые роды представлены только в морях: динофизис (Dinophysis), гониаулакс (Goniaulax) и некоторые другие. Весьма многочисленны в морском фитопланктоне также известковые жгутиковые — кокколитофориды, представленные в пресных водах лишь несколькими видами, и встречающиеся исключительно в морском планктоне кремнежгутиковые, или силикофлагеллаты (табл. 9).

Характернейшей морфологической особенностью представителей морского фитопланктона является образование у них разного рода выростов: щетинок и острых шипов у диатомовых, воротничков, лопастей и парашютов у пе-

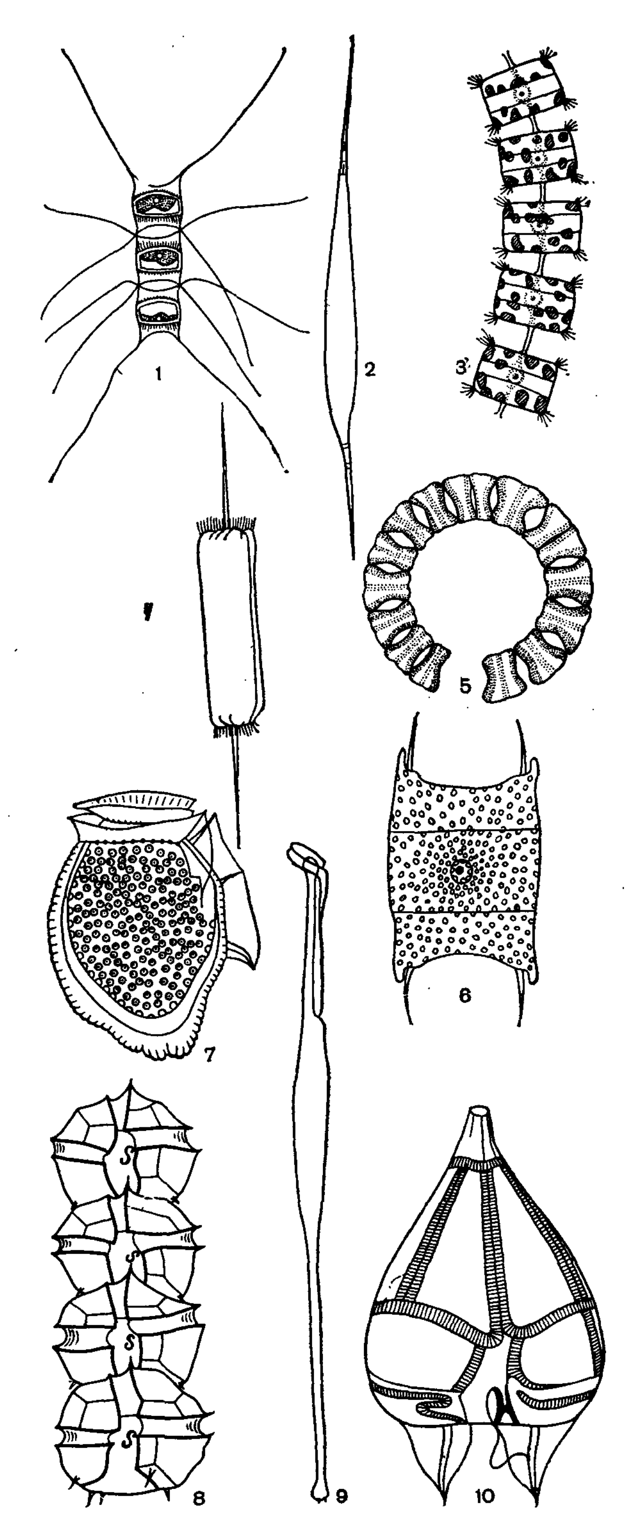


Рис. 29. Морские планктонные диатомеи (*1—6*) и перидинеи (*7—10*):

1 — хетоцерос (Chaetoceros); *2* — ризосолення (Rhizosolenia); *3* — талассиозира (Thalassiosira); *4* — дитилиум (Ditylium); *5* — эвкампия (Eucampia); *6* — биддульфия (Biddulphia); *7* — динофизис (Dinophysis); *8* — гониаулакс (Goniaulax); *9* — амфисоления (Amphisolenia); *10* — подолампас (Podolampas).

ридиней. Похожие образования встречаются и у пресноводных видов, но там они выражены значительно слабее. Например, у морских видов цերациума (Ceratium) роговидные отростки не только значительно длиннее, чем у пресноводных, но у многих видов они еще и загнуты. Предполагается, что подобные выросты способствуют парению соответствующих организмов. По другим представлениям выросты типа шипов и роговидных образований сформировались как защитное приспособление от выедания фитопланктеров рачками и другими представителями зоопланктона.

Хотя морская среда на значительных пространствах относительно однородна, монотонного распределения фитопланктона не наблюдается. Неоднородность видового состава и различия в численности нередко выражены даже на сравнительно небольших акваториях морских вод, но особенно они рельефны в крупномасштабном географическом распределении. Здесь проявляется экологическое действие основных факторов среды: солености воды, температуры, условий освещенности и содержания питательных веществ.

Для морского тропического фитопланктона характерны наибольшее видовое разнообразие, в целом наименьшая продуктивность (за исключением районов апвеллинга, о которых речь будет далее) и наиболее ярко выраженные морфологические особенности морского фитопланктона (упомянутые выше разного рода выросты). Здесь чрезвычайно разнообразны перидинеи, среди которых встречаются не только отдельные виды, но и целые роды, распространенные исключительно или преимущественно в тропических водах. Тропическая зона — оптимальный биотоп (место существования) и для известковых флагеллат — кокколитофорид. Здесь они наиболее разнообразны и местами развиваются в такой массе, что их известковые скелеты образуют особые донные отложения. Тропические воды по сравнению с холодными водами северных и арктических морей значительно беднее диатомовыми водорослями. Сине-зеленые, как и в других морских районах, представлены очень небольшим числом видов, и только один из них, относящийся к роду осциллатория (Oscillatoria erythraea), в некоторых районах тропиков развивается в таком количестве, что вызывает «цветение» воды.

В отличие от тропиков в полярных и приполярных морских водах в фитопланктоне господствуют диатомовые. Это они создают ту огромную массу первичной растительной продукции, на базе которой образуются мощные скопления зоопланктона, в свою очередь служащего пищей самым крупным стадам китов в Антарктике, сельдей и китов в приполярных водах Арктики.

Перидинеи в арктических водах представлены значительно беднее, чем в морях умеренных широт и тем более тропических. Редки здесь и кокколитофориды, зато силикофлагеллаты разнообразны и местами многочисленны. Морские сине-зеленые отсутствуют, в то же время некоторые виды зеленых водорослей развиваются в значительном количестве.

Не менее значительны различия в составе и продуктивности водорослей и в двух других больших биотопах морей, разграниченных в широтном направлении — океанической и неритовой областях, особенно если к последней отнести все внутренние моря. Особые черты океанического планктона перечислены выше. Хотя они и различны в тропических и приполярных водах, но в целом отражают характерные особенности морского фитопланктона. Океанический планктон, и только он, состоит исключительно из таких видов, которые весь свой жизненный цикл совершают в толще воды — в пелагической зоне водоема, без связи с грунтом. В неритовом планктоне таких видов уже значительно меньше, а в планктоне континентальных вод они могут встречаться лишь как исключение.

Неритовая, или шельфовая, зона — это область моря, простирающаяся от берега до конца материковой отмели, что обычно соответствует глубине около 200 *м*. В некоторых местах она узкая, в других простирается на многие сотни и даже тысячи километров. Главные экологические особенности этой зоны определяются более выраженной связью с берегом и дном. Здесь наблюдаются значительные отклонения от океанических условий в солености воды (чаще в сторону понижения); пониженная прозрачность вследствие минеральной и органической взвеси (нередко за счет более высокой продуктивности планктона); отклонения в температурном режиме; более выраженное турбулентное перемешивание вод и, что особенно важно для растительного планктона, повышена концентрация питательных веществ.

Эти особенности определяют следующие характерные черты в составе и продуктивности фитопланктона неритовой зоны: 1) многие океанические виды выпадают из состава этого сообщества, другие представлены в той или иной степени измененными формами (разновидностями); 2) появляется немало специфических морских видов, не встречающихся в океаническом планктоне; 3) складывается комплекс солоноватоводных видов, полностью отсутствующих в океаническом планктоне, а в сильно опресненных водах некоторых внутренних морей, при солености воды ниже 10—12‰ (‰, промилле — тысячная доля какого-либо числа, десятая доля процента), значительного разнообразия достигают пресноводные виды, которые при опреснении воды до 2—3‰ становятся преобладающими; 4) близость дна и берегов способствует обогащению неритового фитопланктона временнопланктонными (меропланктонными) видами.

Благодаря разнообразию биотопов неритовый фитопланктон в целом значительно богаче по видовому составу, чем океанический. В фитопланктоне неритовой зоны умеренных широт господствуют диатомовые и перидинеи, но среди них немало видов солоноватоводных, в массе развивающихся в опресненных водах внутренних морей (Балтийского, Черного, Азовского и др.). В жизненном цикле многих видов неритового планктона хорошо выражена донная фаза (стадия покоя), что в условиях умеренных широт определяет более четкую сезонную сменность (сукцессию) фитопланктона. В целом неритовый фитопланктон в несколько раз продуктивнее океанического.

Фитопланктон опресненных внутренних морей по составу и продуктивности существенно отличается не только от планктона океанического, но и от типичного неритового. Примером может служить фитопланктон Балтийского моря. Соленость воды в верхнем слое центральной части Балтики 7—8‰, что примерно в 4,5—5 раз меньше солености океана, но в 20—40 раз больше солености пресных вод. В заливах Рижском, Финском и Ботническом соленость понижается до 5—6‰, у берегов — до 3—4‰, а в устьях рек и в некоторых бухтах-лиманах (Невская губа, Куршский залив и др.) вода совсем пресная.

Хотя в фитопланктоне Центральной Балтики и даже в открытой части Рижского, Финского и Ботнического заливов преобладает морской комплекс видов, в строгом смысле морским его можно называть лишь по происхождению. Типичные океанические виды здесь отсутствуют полностью. Даже морской неритовый планктон здесь крайне обеднен и представлен лишь эвригалинными видами — способными переносить широкие колебания солености, хотя и предпочитающими низкие значения ее. В этом, морском по происхождению, но солоноватоводном по экологии комплексе балтийского фитопланктона преобладают виды диатомовых: хетоцерос талассиозира, сцелетонема (Sceletonema), актиноциклус (Actinocyclus). Регулярно встречаются, но не достигают большой численности перидинеи: гониаулакс, динофизис (Dinophysis baltica) и несколько видов силикофлагеллат.

В фитопланктоне Центральной Балтики и особенно ее заливов важную роль играет комплекс видов пресноводного происхождения, преимущественно из сине-зеленых: анабена (Anabaena), афанизоменон (Aphanizomenon), ноду-

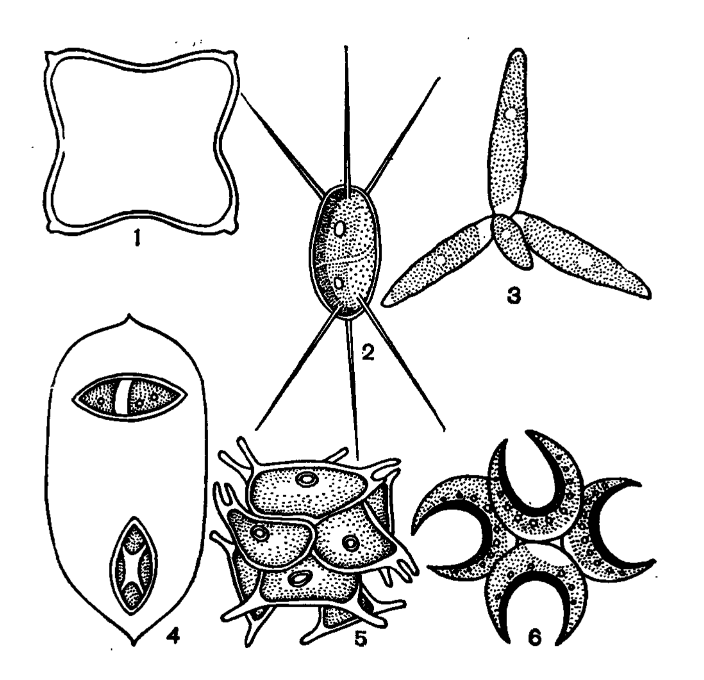


Рис. 30. Пресноводные планктонные протококковые водоросли:

1 — тетраэдрон (Tetraëdron); *2* — шодателла (Chodatella); *3* — актинаструм (Actinastrum); *4* — ооцистис (Oocystis); *5* — сораструм (Sorastrum); *6* — селенаструм (Selenastrum).

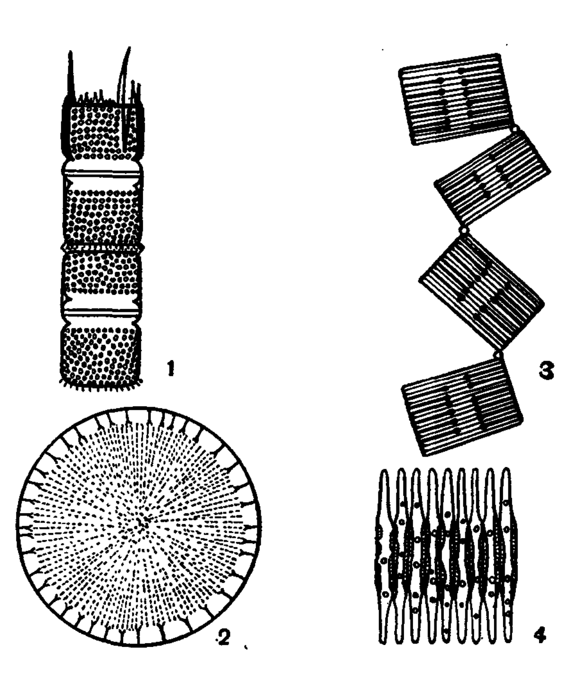


Рис. 31. Пресноводные планктонные диатомеи:

1 — мелозира (Melosira); *2* — стефанодискус (Stephanodiscus); *3* — табеллария (Tabellaria); *4* — фрагилария (Fragilaria).

лария (Nodularia), микроцистис (Microcystis), которые летом в устойчивую солнечную погоду развиваются в такой массе, что даже в центральной части моря образуют «цветение» воды (в основном за счет развития афанизоменона и нодуларии, а в южной части моря также микроцистиса).

В пресноводном комплексе нередки и зеленые водоросли: ооцистис (Oocystis) (по всему морю), виды сценедесмуса (Scenedesmus) и педиаструма (Pediastrum), более многочисленные в заливах.

Пресноводный фитопланктон отличается от типично морского огромным разнообразием зеленых и сине-зеленых водорослей. Особенно многочисленны среди зеленых одноклеточные и колониальные вольвоксовые и протококковые: виды хламидомонад (Chlamydomonas), гониума (Gonium), вольвокса (Volvox), педиаструма, сценедесмуса, ооцистиса, сфероцистиса (Sphaerocystis) и др. (рис. 30). Среди сине-зеленых многочисленны виды анабены, микроцистиса, афанизоменона, глеотрихии (Gloeotrichia) и др.

Видовое разнообразие диатомовых здесь меньше, чем в морях (если не принимать в расчет большое разнообразие временнопланктонных видов) (рис. 31); по продуктивности же на единицу поверхности воды роль диатомовых в пресных и морских водах в среднем сопоставима.

Характернейший в морском фитопланктоне род хетоцерос (Chaetoceros) в озерах и прудах совсем отсутствует, а многочисленные в морях ризосолении (Rhizosolenia) в пресных водах представлены лишь несколькими видами.

В пресноводном фитопланктоне значительно беднее качественно и количественно представлены перидинеи. Обычны среди них виды цερациума (Ceratium) и перидиниума (Peridinium, рис. 64). В пресных водах отсутствуют кремнежгутиковые и очень редки кокколитофориды, зато некоторые другие жгутиковые представлены здесь разнообразно и нередко в большом количестве. В основном это хризомонады — виды динобриона (Dinobryon), малломонаса (Mallomonas), урոглены (Uroglena) и др. (рис. 68, 69), а также эвгленовые — эвглена (Euglena), трахеломонас (Trachelomonas) и факус (Phacus) (рис. 195, 201, 202); первые преимущественно в холодных водах, а вторые — в теплых.

Одной из существенных особенностей пресноводного фитопланктона является обилие в нем временнопланктонных водорослей. Ряд видов, которых принято считать типично планктонными, в прудах и озерах имеют донную или перифитонную (прикрепление к какому-либо предмету) фазу в своем жизненном цикле. Таким образом, разнообразие экологических условий во внутренних водоемах определяет и зна-

чительно большее разнообразие по сравнению с морями экологических комплексов и видового состава пресноводного планктона.

В крупных глубоких озерах выражены менее ярко черты отличия пресноводного фитопланктона от морского. В таких озерах-гигантах, как Байкал, Великие озера, Ладожское, Онежское, в фитопланктоне почти круглогодично преобладают диатомовые. Здесь они, как и в морях, создают основную продукцию. Видовой состав диатомового озерного планктона отличен от морского, но в их экологии имеется немало общего. Например, мелозира исландская (Melosira islandica) — массовый вид фитопланктона Ладожского и Онежского озер, а также мелозира байкальская (Melosira baicalensis) из Байкала в фазу покоя после весенней вспышки не опускаются на дно (или опускаются лишь частично), как это наблюдается у других пресноводных видов в водоемах меньшего размера, а удерживаются в толще воды, образуя на некоторой глубине характерные межсезонные скопления. В больших озерах, как и в морях, велики различия в продуктивности фитопланктона: в центральной части водоема продуктивность очень низка, а у берегов, особенно в мелководных заливах и против устьев рек, она резко повышается.

Еще больше сходства с морским в фитопланктоне двух самых крупных озер мира с соленой водой — Каспии и Арале. Хотя соленость воды в них значительно ниже морской (в Каспии 12—13‰, в Арале 11—12‰), но в составе фитопланктона здесь преобладают водоросли морского происхождения, особенно среди диатомовых: виды хетоцероса (Chaetoceros), ризосолении (Rhizosolenia) и др. Из жгутиковых характерны солоноватоводные виды эксувиеллы (Exuviella) и др. В опресненных зонах этих озер господствуют пресноводные виды, однако при солености воды даже 3—5‰ еще весьма разнообразен солоноватоводный фитопланктон морского происхождения.

В наиболее типичном виде пресноводный фитопланктон как по составу и экологии, так и по продукционным свойствам представлен в озерах среднего размера умеренной зоны, например в озерах Балтийского бассейна. Здесь в зависимости от типа озера и сезона года в фитопланктоне преобладают диатомовые, сине-зеленые или зеленые водоросли. Из диатомовых характерны виды мелозиры (Melosira), астерионеллы (Asterionella), табеллярии (Tabellaria), фрагилярии (Fragilaria), циклотеллы (Cyclotella) и др.; среди сине-зеленых — виды микроцистиса (Microcystis), анабены (Anabaena), афанизоменона (Aphanizomenon), глеотрихии (Gloeotrichia). Основными представителями зеленых водорослей в озерном планктоне являются перечисленные выше протококковые, а в водах с очень мягкой водой, находящихся под влиянием болот, многочисленны десмидиевые: виды космариума (Cosmarium), стаураструма (Staurastrum), клостериума (Closterium), эуаструма (Euastrum) и др. В мелководных озерах и прудах из зеленых водорослей нередко преобладают вольвоксовые: вольвокс (Volvox), хламидомонада (Chlamydomonas), пандорина (Pandorina), эвдорина (Eudorina). В фитопланктоне озер тундры и северной тайги весьма разнообразны хризомонады: виды динобриона (Dinobryon), синуры (Synura), урогленопсиса (Uroglenopsis), малломонаса (Mallomonas). Характернейшая для морского фитопланктона группа перидиней в пресных водах представлена повсюду (во всех водоемах), но относительно небольшим числом видов, которые везде, за редким исключением, достигают невысокой численности. В самых малых водоемах — в небольших озерах и прудах — весьма разнообразны и нередко многочисленны эвгленовые, особенно виды трахеломонаса (Trachelomonas), а в теплых водоемах тропиков и субтропиков также эвглены (Euglena), лепоцинклис (Lepocynclis), факус (Phacus) и др.

В каждом отдельном водоеме в зависимости от физических и химических особенностей режима и от сезона года преобладает одна или другая из перечисленных групп водорослей, а в периоды очень интенсивного развития господствует нередко всего один вид.

В мелких временных водоемах — лужах, выкопанных ямах — весьма обычны мелкие вольвоксовые из рода хламидомонас (Chlamydomonas), от массового развития которых вода нередко окрашивается в зеленый цвет.

В литературе часто выделяют в особую категорию пресноводного планктона речной фитопланктон. В больших реках с очень медленным течением, конечно, водоросли успевают размножаться в пределах ограниченного участка реки при относительно однородных условиях. Следовательно, здесь может сформироваться до некоторой степени особый для данных условий состав фитопланктона. Однако даже в этом случае исходным «материалом» для данного речного сообщества являются организмы, занесенные течением из выше расположенного участка реки или из боковых притоков. Чаще же всего в реке состав фитопланктона формируется как смесь фитопланктона притоков, в той или иной степени преобразованная под влиянием условий реки.

Преобразующая роль условий реки в формировании ее фитопланктона хорошо проявляется, когда большая равнинная река протекает через город или мимо крупного завода, которые загрязняют воду бытовыми и промышленными

стоками. В этом случае состав фитопланктона в реке выше города характеризует чистую воду, а в черте города и сразу за его окраиной под влиянием органических загрязнений фитопланктон сильно обедняется и в нем преобладают так называемые сапробные виды — индикаторы сапробных, т. е. загрязненных, вод. Однако ниже, отчасти в связи с осаждением взвешенных органических веществ, отчасти же в связи с распадом их в результате микробиологических процессов, вода становится вновь чистой, а фитопланктон приобретает примерно тот же вид, что и выше города.

На состав и распределение фитопланктона по отдельным водоемам, на его изменение в пределах одного водоема влияет большой комплекс факторов. Первостепенное значение из физических факторов имеют световой режим, температура воды, а для глубоких водоемов — вертикальная устойчивость водных масс. Из химических факторов основное значение имеют соленость воды и содержание в ней питательных веществ, в первую очередь солей фосфора, азота, а для некоторых видов также железа и кремния. Рассмотрим некоторые из перечисленных факторов.

Влияние освещенности как экологического фактора наглядно проявляется в вертикальном и сезонном распределении фитопланктона. В морях и озерах фитопланктон существует лишь в верхнем слое воды. Нижняя граница его в морских, более прозрачных водах находится на глубине 40—70 *м* и лишь в немногих местах достигает 100—120 *м* (Средиземное море, тропические воды Мирового океана). В озерных, значительно менее прозрачных водах фитопланктон существует обычно в верхних слоях, на глубине 10—15 *м*, а в водах с очень малой прозрачностью встречается на глубине до 2—3 *м*. Лишь в высокогорных и некоторых крупных озерах (например, Байкале) с прозрачной водой фитопланктон распространен до глубины 20—30 *м*. Прозрачность воды в данном случае влияет на водоросли не прямо, а косвенно, поскольку она определяет интенсивность проникновения в водную толщу солнечной радиации, без которой невозможен фотосинтез. Это хорошо подтверждает сезонный ход развития фитопланктона в водоемах умеренных и высоких широт, замерзающих в зимний период. Зимой, когда водоем покрыт льдом, часто еще со слоем снега, несмотря на самую высокую в году прозрачность воды, фитопланктон почти отсутствует — встречаются лишь весьма редкие физиологически неактивные клетки некоторых видов, а у отдельных водорослей — споры или клетки в стадии покоя.

При общей большой зависимости фитопланктона от освещенности оптимальные значения последней у отдельных видов варьируют в довольно широких пределах. Особенно требовательны к этому фактору зеленые водоросли и большинство видов сине-зеленых, в значительном количестве развивающихся в летний сезон. Некоторые виды сине-зеленых в массе развиваются только у самой поверхности воды: осциллатория (Oscillatoria) — в тропических морях, многие виды микроцистиса (Microcystis), анабены (Anabaena) и др. — в мелких внутренних водоемах.

Менее требовательны к условиям освещенности — диатомовые. Большинство из них избегает ярко освещенного приповерхностного слоя воды и более интенсивно развивается лишь на глубине 2—3 *м* в малопрозрачных водах озер и на глубине 10—15 *м* в прозрачных водах морей.

Температура воды — важнейший фактор общего географического распределения фитопланктона и сезонных циклов его, но действует этот фактор во многих случаях не прямо, а косвенно. Многие водоросли способны переносить большой диапазон колебаний температуры (эвритермные виды) и встречаются в планктоне разных географических широт и в разные сезоны года. Однако зона температурного оптимума, в пределах которого наблюдается наибольшая продуктивность, для каждого вида обычно ограничена небольшими отклонениями температуры. Например, широко распространенная в озерном планктоне умеренной зоны и субарктики диатомея мелозира исландская (Melosira islandica) обычно присутствует в планктоне (например, в Онежском и Ладожском озерах, в Неве) при температуре от +1 до +13 °С, максимальное же размножение ее наблюдается при температуре от +6 до +8 °С.

Температурный оптимум у разных видов не совпадает, чем и определяется смена видового состава по сезонам, так называемая сезонная сукцессия видов. Общая схема годового цикла фитопланктона в озерах умеренных широт имеет следующий вид. Зимой подо льдом (особенно когда лед покрыт снегом) фитопланктон почти отсутствует в связи с недостатком солнечной радиации. Вегетационный цикл фитопланктона как сообщества начинается в марте — апреле, когда солнечной радиации достаточно для фотосинтеза водорослей даже подо льдом. В это время бывают довольно многочисленными мелкие жгутиковые — криптомонас (Cryptomonas), хромулина (Chromulina), хризококкус (Chrysococcus) — и начинается повышение численности холодноводных видов диатомовых — мелозиры (Melosira), диатомы (Diatoma) и др.

Во вторую фазу весны — с момента вскрытия льда на озере до установления температур-

ной стратификации, что обычно бывает при прогреве верхнего слоя воды до +10, +12 °С, наблюдается бурное развитие холодноводного комплекса диатомовых. В первую фазу летнего сезона, при температуре воды от +10 до +15 °С, холодноводный комплекс диатомовых прекращает вегетацию, в планктоне в это время еще многочисленны диатомовые, но уже другие виды — умеренно тепловодные: астерионелла (Asterionella), табеллария (Tabellaria). Одновременно повышается продуктивность зеленых и сине-зеленых водорослей, а также хризомонад, часть видов которых достигает значительного развития уже во вторую фазу весны. Во вторую фазу лета, при температуре воды выше +15 °С, наблюдается максимум продуктивности сине-зеленых и зеленых водорослей. В зависимости от трофического и лимнологического типа водоема в это время может наблюдаться «цветение» воды, вызванное видами сине-зеленых (Anabaena, Aphanizomenon, Microcystis, Gloeotrichia, Oscillatoria) и зеленых водорослей (Scenedesmus, Pediastrum, Oocystis).

Диатомовые летом, как правило, занимают подчиненное положение и представлены тепловодными видами: фрагиларией (Fragilaria) и мелозирой (Melosira granulata). Осенью, с понижением температуры воды до +10, +12 °С и ниже, снова наблюдается подъем продуктивности холодноводных видов диатомовых. Однако, в отличие от весеннего сезона, в это время заметно бо́льшую роль играют сине-зеленые водоросли.

В морских водах умеренных широт весенняя фаза в фитопланктоне также выделяется вспышкой диатомовых водорослей; летняя же — повышением видового разнообразия и обилия перидиней при депрессии продуктивности фитопланктона в целом.

Из химических факторов, влияющих на распределение фитопланктона, на первое место следует поставить солевой состав воды. При этом общая концентрация солей является важным фактором качественного (видового) распределения по типам водоемов, а концентрация питательных солей, прежде всего солей азота и фосфора,— количественного распределения, т. е. продуктивности.

Общая концентрация солей нормальных (в экологическом смысле) природных вод варьирует в очень широких пределах: примерно от 5—10 до 36 000—38 000 *мг/л* (от 0,005—0,01 до 36—38‰). В этом диапазоне солености выделяются два основных класса водоемов: морские с соленостью 36—38‰, т. е. 36 000—38 000 *мг/л*, и пресные с соленостью от 5—10 до 400—500 и даже до 1000 *мг/л*. Промежуточное положение по концентрации солей занимают солоноватые воды. Этим классам вод, как было показано выше, соответствуют и основные группы фитопланктона по видовому составу.

Экологическое значение концентрации биогенных веществ проявляется в количественном распределении фитопланктона в целом и составляющих его видов.

Продуктивность, или «урожайность», микроскопических водорослей фитопланктона, как и урожайность крупной растительности, при прочих нормальных условиях в очень большой степени зависит от концентрации питательных веществ в окружающей среде. Из минеральных питательных веществ для водорослей, как и для наземной растительности, в первую очередь необходимы соли азота и фосфора. Средняя концентрация этих веществ в большинстве естественных водоемов очень мала, и поэтому высокая продуктивность фитопланктона, как устойчивое явление, возможна лишь при условии постоянного поступления минеральных веществ в верхний слой воды — в зону фотосинтеза.

Правда, некоторые сине-зеленые водоросли способны еще усваивать элементарный азот из растворенного в воде воздуха, однако таких видов немного и их роль в обогащении азотом бывает существенной лишь для очень мелких водоемов, в частности на рисовых полях.

Внутренние водоемы удобряются азотом и фосфором с берега, за счет приноса питательных веществ речной водой с водосборной площади всей речной системы. Поэтому наблюдается четкая зависимость продуктивности озер и мелководных внутренних морей от плодородия почв и некоторых других факторов, действующих в пределах водосборной площади их бассейнов (речных систем). Наименее продуктивен фитопланктон приледниковых озер, а также водоемов, расположенных на кристаллических породах и в районах с большим количеством болот в пределах водосборной площади. Примером последних могут служить озера Северной Карелии, Кольского полуострова, Северной Финляндии, Швеции и Норвегии. Наоборот, водоемы, расположенные в пределах высокоплодородных почв, отличаются высоким уровнем продуктивности фитопланктона и других сообществ (Азовское море, нижневолжские водохранилища, Цимлянское водохранилище).

Продуктивность фитопланктона зависит и от динамики воды, динамического режима вод. Влияние может быть прямым и косвенным, что, однако, не всегда легко различить. Турбулентное перемешивание, если оно не слишком интенсивно, при прочих благоприятных условиях прямо способствует повышению продуктивности диатомовых водорослей, так как многие виды этого отдела, обладая относительно тяжелой оболочкой из кремния, в спокойной

воде опускаются на дно. Поэтому ряд массовых пресноводных видов, в частности из рода мелозира, интенсивно развиваются в планктоне озер умеренных широт лишь весной и осенью, в периоды активного вертикального перемешивания воды. При прекращении такого перемешивания, наступающем при прогреве верхнего слоя до +10, +12 °С и образовании при этом во многих озерах температурного расслоения водной толщи, эти виды из планктона выпадают.

Другие водоросли, прежде всего сине-зеленые, наоборот, не выносят даже относительно слабого турбулентного перемешивания воды. В противоположность диатомовым многие виды сине-зеленых наиболее интенсивно развиваются в предельно спокойной воде. Причины высокой чувствительности их к динамике вод не вполне установлены.

Однако в тех случаях, когда вертикальное перемешивание вод распространяется на большую глубину, оно подавляет развитие даже относительно теневыносливых диатомовых. Связано это с тем, что при глубоком перемешивании водоросли периодически выносятся токами воды за пределы освещенной зоны — зоны фотосинтеза.

Косвенное влияние динамического фактора на продуктивность фитопланктона состоит в том, что при вертикальном перемешивании воды питательные вещества поднимаются из придонных слоев воды, где они не могут быть использованы водорослями вследствие недостатка света. Здесь проявляется взаимодействие нескольких экологических факторов — светового и динамического режимов и обеспеченности питательными веществами. Такая взаимосвязь характерна для природных процессов.

Уже в начале нашего века гидробиологи открыли особое значение фитопланктона в жизни водоемов как основного, а на обширных океанических просторах и единственного производителя первичного органического вещества, на базе которого создается все остальное многообразие водной жизни. Это определило повышенный интерес к изучению не только качественного состава фитопланктона, но и количественного распределения его, а также факторов, регулирующих это распределение.

Элементарный метод количественной оценки фитопланктона, который на протяжении нескольких десятилетий был основным, да и теперь еще не полностью отвергнут,— метод отцеживания его из воды с помощью планктонных сеток. В сконцентрированной таким путем пробе просчитывают количество клеток и колоний по видам и определяют общую численность их на единицу поверхности водоема. Этот простой и доступный метод имеет, однако, существенный недостаток — он не полностью учитывает даже относительно крупные водоросли, а самые мелкие (наннопланктон), которые во многих водоемах значительно преобладают, планктонные сетки не улавливают.

В настоящее время пробы фитопланктона берут в основном батометром или планктобатометром, позволяющим «вырезать» монолит воды с заданной глубины. Сгущение пробы производится методом осаждения в цилиндрах или фильтрацией через микрофильтры: то и другое гарантирует учет водорослей всех размеров.

Когда определились огромные различия в размерах водорослей, составляющих фитопланктон (от нескольких до 1000 *мкм* и более), стало ясно, что для сравнительной оценки продуктивности фитопланктона по водоемам величинами численности пользоваться нельзя. Более реальным показателем для этой цели является общая биомасса фитопланктона на единицу площади водоема. Однако в дальнейшем и этот метод был забракован по двум основным причинам: во-первых, расчеты биомассы клеток, имеющих у разных видов разную конфигурацию, очень трудоемки; во-вторых, вклад мелких, но быстро размножающихся водорослей в общую продукцию сообщества за единицу времени может быть значительно бóльшим, чем крупных, но медленно размножающихся.

Истинным показателем продуктивности фитопланктона является скорость образования им вещества за единицу времени. Для определения этой величины пользуются физиологическим методом. В процессе фотосинтеза, происходящем только на свету, поглощается углекислота и выделяется кислород. Наряду с фотосинтезом происходит и дыхание водорослей. Последний процесс, связанный с поглощением кислорода и выделением углекислоты, превалирует в темноте, когда фотосинтез прекращается. Метод оценки продуктивности фитопланктона основан на количественном сопоставлении результатов фотосинтеза (процесса продукции) и дыхания (процесса деструкции) сообщества по балансу кислорода в водоеме. Для этой цели используются пробы воды в светлых и темных склянках, экспонируемых в водоеме обычно на сутки на разных глубинах.

Для повышения чувствительности кислородного метода, непригодного для малопродуктивных вод, стали применять изотопную (радиоуглеродную) разновидность его. Однако впоследствии выявились недостатки кислородного метода в целом, и в настоящее время широко применяют хлорофилльный метод, основанный на определении содержания хлорофилла в количественной пробе фитопланктона.

В настоящее время уровень продуктивности фитопланктона многих внутренних водоемов определяется не столько природными условия-

ми, сколько общественно-экономическими, т. е. плотностью населения и характером хозяйственной деятельности в пределах водосборной площади водоема. Эта категория факторов, именуемая в экологии антропогенными, т. е. происходящими от деятельности человека, приводит к обеднению фитопланктона в одних водоемах, а в других, наоборот, к значительному повышению его продуктивности. Первое происходит в результате сброса в водоем токсических веществ, содержащихся в сточных водах промышленного производства, а второе — при обогащении водоема биогенными веществами (особенно соединениями фосфора) в минеральной или органической форме, содержащимися в больших концентрациях в водах, стекающих с сельскохозяйственных территорий, из городов и мелких селений (бытовые стоки). Биогены содержатся и в сточных водах многих промышленных производств.

Второй вид антропогенного влияния — обогащение водоема биогенными веществами — повышает продуктивность не только фитопланктона, но и других водных сообществ, до рыб включительно, и его следовало бы рассматривать как благоприятный с экономической точки зрения процесс. Однако во многих случаях стихийное антропогенное обогащение водоемов первичными питательными веществами происходит в таких масштабах, что водоем как экологическая система оказывается перегруженным биогенами. Следствием этого является чрезмерно бурное развитие фитопланктона («цветение» воды), при разложении которого выделяется сероводород или другие токсические вещества. Это приводит к гибели животного населения водоема и делает воду непригодной для питья.

Нередки случаи и прижизненного выделения водорослями токсических веществ. В пресноводных водоемах чаще всего это наблюдается при массовом развитии сине-зеленых водорослей, в частности видов рода микроцистис (Microcystis). В морских водах отравление воды нередко вызывается массовым развитием мелких жгутиковых. В таких случаях вода иногда окрашивается в красный цвет, отсюда и название этого явления — «красный прилив».

Понижение качества воды в результате антропогенной перегрузки водоема биогенными веществами, вызывающей чрезмерное развитие фитопланктона, принято называть явлением антропогенной эвтрофикации водоема. Это одно из печальных проявлений загрязнения окружающей среды человеком. О масштабах этого процесса можно судить по тому, что загрязнение интенсивно развивается в таких огромных пресных водоемах, как озеро Эри, и даже в некоторых морях.

Естественное плодородие морских поверхностных вод определяется разными факторами. Пополнение питательными веществами мелководных внутренних морей, например Балтийского, Азовского, происходит в основном за счет приноса их речными водами.

Поверхностные воды океанов обогащаются питательными веществами в районах выхода глубинных вод на поверхность. Явление это вошло в литературу под названием апвеллинга. Очень интенсивен апвеллинг у перуанского побережья. На базе высокой продукции фитопланктона здесь чрезвычайно высока продукция беспозвоночных, а за счет этого растет численность рыб. Небольшая страна, Перу в 60-х годах по уловам рыбы вышла на первое место в мире.

Мощная продуктивность фитопланктона в холодных водах арктических морей и особенно в водах Антарктики определяется также подъемом глубинных вод, обогащенных биогенными веществами. Подобное явление наблюдается и в некоторых других районах океана. Противоположное явление, т. е. обеднение поверхностных вод питательными веществами, тормозящее развитие фитопланктона, наблюдается в районах с устойчивой изоляцией поверхностных вод от глубинных.

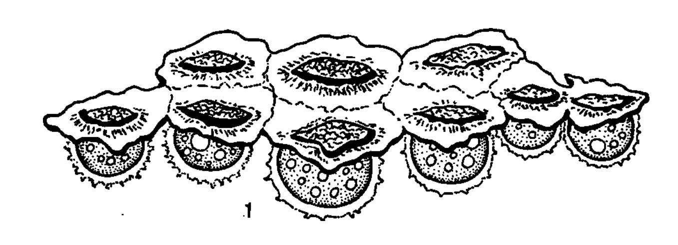
Таковы основные особенности типичного фитопланктона.

Среди сообществ мелких растений и животных, населяющих толщу воды, существует комплекс организмов, обитающих только у самой поверхности воды — в зоне поверхностной пленки. Этому не столь значительному по видовому составу, но очень своеобразному сообществу в 1917 г. Н а у м а н дал особое название — н е й с т о н (греч. «неин» — плавать), хотя, очевидно, оно является лишь составной частью планктона.

Жизнь нейстонных организмов связана с поверхностной пленкой воды, причем одни из них находятся над пленкой (эпинейстон), другие — под пленкой (гипонейстон). Помимо микроскопических водорослей и бактерий здесь обитают и мелкие животные — беспозвоночные и даже личинки некоторых рыб.

Большие концентрации нейстонных организмов вначале были обнаружены в мелких водоемах — в прудах, выкопанных ямах, в небольших заливах озер — в тихую погоду при спокойной поверхности воды. Позднее разнообразные нейстонные организмы, в основном мелкие животные, были найдены и в крупных водоемах, в том числе в морях.

В состав пресноводных водорослей нейстона входят виды разных систематических групп. Здесь обнаружен ряд представителей золотистых водорослей — хромулина (Chromulina),



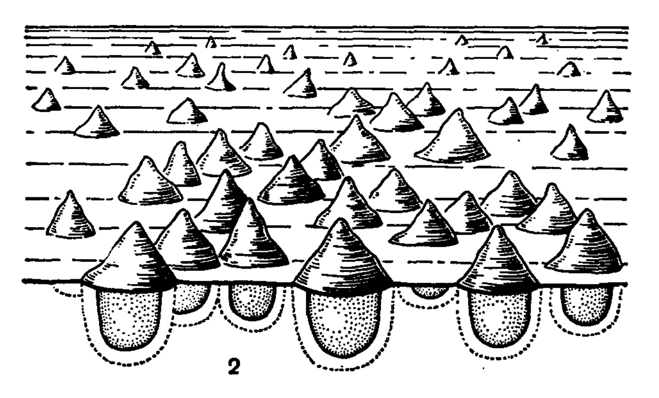


Рис. 32. Водоросли нейстона:

1 — чешуйка кремастохризиса (Kremastochrysis) из нескольких «парашютов» с висящими под ними клетками, плавающая на поверхности воды; *2* — конические «парашюты» кремастохлориса (Kremastochloris) на поверхности воды с подвешенными к ним клетками.

кремастохризис (Kremastochrysis); из эвгленовых — эвглена (Euglena), трахеломонас (Trachelomonas), а также некоторые зеленые — хламидомонада (Chlamydomonas), кремастохлорис (Kremastochloris) — и мелкие протококковые, отдельные виды желто-зеленых и диатомовых водорослей.

У некоторых видов нейстонных водорослей существуют характерные приспособления к существованию у поверхности воды. Например, у видов наутококкуса (Nautococcus) имеются слизистые парашюты, удерживающие их на поверхностной пленке. У кремастохризиса (рис. 32, *1*) для этого служит чешуйчатый парашют; у одного вида из зеленых водорослей такой микроскопический парашютик выступает над пленкой поверхностного натяжения в виде конусовидного колпачка (рис. 32, *2*).

Преимущества существования нейстонных организмов на границе водной и воздушной сред неясны, тем не менее в отдельных случаях они развиваются в таком количестве, что покрывают воду сплошной пленкой. Нередко и планктонные водоросли (особенно из сине-зеленых) в период массового развития всплывают к самой поверхности воды, образуя огромные скопления. Обнаружены резко повышенные концентрации и водных бактерий. В сообществе нейстона довольно разнообразны и микроскопические животные, которые даже в морях, в условиях почти постоянно волнующейся поверхности, временами образуют значительные скопления у нижнего края поверхности воды.

БЕНТОСНЫЕ ВОДОРОСЛИ

К числу бентосных (донных) водорослей относятся водоросли, приспособленные к существованию в прикрепленном состоянии на дне водоемов и на разнообразных предметах, живых и мертвых организмах, находящихся в воде.

В зависимости от места произрастания среди бентосных водорослей различаются: 1) эпилиты, которые растут на поверхности твердого грунта (скалы, камни и т. д.); 2) эпипелиты, населяющие поверхность рыхлых грунтов (песок, ил); 3) эпифиты, живущие на поверхности других водорослей; 4) эндолиты, или сверлящие водоросли, внедряющиеся в известковый субстрат (скалы, раковины моллюсков, панцири ракообразных); 5) эндофиты, которые поселяются в слоевищах других водорослей, но, в отличие от паразитических видов, содержат нормальные хлоропласты в клетках; 6) паразиты, живущие в слоевищах других водорослей, хлоропласты в клетках не выражены.

Иногда водоросли, растущие на предметах, введенных в воду человеком (суда, плоты, буи), относят к перифитону. Выделение этой группы обосновывают тем, что входящие в ее состав организмы (водоросли и животные) живут на предметах, большей частью находящихся в движении или обтекаемых водой. Кроме того, эти организмы удалены от дна и, следовательно, находятся в условиях иного светового и температурного режимов, в других условиях поступления биогенных веществ, источником которых служат донные отложения. Иногда выделение перифитона обосновывают еще и практическими соображениями: это обрастания, которые могут причинять практический ущерб — уменьшать скорость судов, засорять водозаборные отверстия и трубопроводы.

Между эпилитами, эпипелитами и эпифитами часто нет резкой грани, особенно это относится к микроскопическим бентосным водорослям. Правда, существуют виды, которые живут только на других водорослях, и притом только на определенном виде. Например, полисифония шерстистая (Polysiphonia lanosa) растет исключительно на аскофиллуме узловатом (Ascophyllum nodosum).

Обычно зачатки водорослей (споры, гаметы, зиготы) с водой заносятся на самые разнообразные субстраты. Многие эпилиты про-

израстают в качестве эпифитов. Возможность роста их до зрелого состояния определяется размерами их слоевищ и слоевища хозяина. Когда в качестве эпифита растет крупная водоросль, слоевище хозяина рвется под действием волн и течения.

Существует определенная связь между размерами водорослей, размером частиц грунта, к которым они прикрепляются, и интенсивностью движения воды. На песке и иле способно расти относительно небольшое число макроскопических водорослей. В условиях движения воды в морях к этому хорошо приспособлены, например, некоторые виды рода халимеда: их тонкие ризоиды цементируют песок при основании слоевища в плотную массу. Как правило, чем крупнее взрослое слоевище водоросли и чем сильнее движение воды, тем больших размеров (большей массы) должны быть камни, на которых они растут. Иначе волны или течения сносят их на большие глубины или выбрасывают на берег.

Зачатки водорослей способны закрепляться на частицах грунта любого размера. По мере их роста происходит отсев и гибель тех слоевищ, которые растут на недостаточно крупных камнях. При росте водорослей на рыхлых грунтах, например на песке, существует опасность перемещения грунта придонными течениями, в результате чего растения или заносятся грунтом, или перетираются им. Но даже в таких местах песок не остается совершенно лишенным водорослей. В неровностях песчинок живут микроскопические одноклеточные и колониальные виды.

Обычно считается, что для роста водорослей особенно важен свет. Однако, выйдя на берег реки, озера или моря, можно заметить, что водоросли растут далеко не всюду, где имеется достаточно прозрачная вода. Часто бывает наоборот, бентосные водоросли неплохо растут в местах с мутной водой, но зато находящейся в движении.

Как правило, места с интенсивным движением воды отличаются пышным развитием бентосных водорослей. В морях это проливы с течениями, районы мысов и другие прибрежные участки, где наблюдается постоянный прибой. В реках — это камни на перекатах, где вода течет с большой скоростью.

Движение воды оказывает многообразное действие на различные стороны жизни бентосных водорослей. Во-первых, усиливается поглощение водорослями биогенных (питательных) веществ за счет того, что в местах с постоянным течением или волнами вода непосредственно около водорослей непрерывно обновляется с большой скоростью (от нескольких сантиметров до нескольких метров в секунду). Одновременно фотосинтез усиливается в два раза, а дыхание — на 30—50%. Иными словами, бентосные водоросли, растущие в условиях движения воды, получают преимущества по сравнению с водорослями в тихих местах: один и тот же уровень фотосинтеза может быть достигнут у них при меньшей освещенности, что в итоге способствует росту более крупных слоевищ с большим содержанием белка и углеводов. Движение воды предотвращает оседание на скалы и камни илистых частиц, которые мешают закреплению зачатков водорослей. Кроме того, движение воды благоприятствует росту бентосных водорослей тем, что с поверхности грунта удаляются животные, питающиеся водорослями. Наконец, хотя при сильном течении или сильном прибое происходит повреждение слоевищ водорослей или отрыв их от грунта, движение воды все же не препятствует поселению микроскопических водорослей и микроскопических стадий крупных водорослей. Дело в том, что из-за трения о поверхность грунта скорость движения воды по мере приближения к нему уменьшается и на самой поверхности грунта существует так называемый пограничный слой воды, где течение отсутствует. Толщина этого слоя прямо пропорциональна протяженности обтекаемого предмета (например, камня или выступа скалы) и обратно пропорциональна скорости течения. Обычно толщина пограничного слоя бывает не меньше 10—100 *мкм*, что соответствует размерам спор, гамет и зигот большинства бентосных водорослей.

В пресных водах движение воды имеет ощутимое значение в реках, ручьях и горных потоках. В этих водоемах выделяется группа бентосных реофильных организмов, предпочитающих места с постоянным течением. В озерах не бывает сильных течений, и здесь для произрастания бентосных водорослей приобретают значение волны.

В морях волны также оказывают значительное влияние на жизнь бентосных водорослей. По мере приближения к берегу глубина уменьшается, это приводит к возрастанию высоты волн, но до определенного предела. Когда глубина становится равной примерно 1,3 высоты волн, происходит их разрушение. Существуют три типа разрушения волн: 1) медленное разрушение или рассыпание (скользящий бурун) на малых уклонах дна, где на расстоянии 100 *м* от берега глубина составляет 1—5 *м*; 2) опрокидывание гребня (ныряющий бурун) на больших уклонах (глубина на расстоянии 100 *м* колеблется от 5 до 10 *м*); 3) опрокидывание всего переднего склона волны при таких уклонах, где глубина на расстоянии 100 *м* от берега превышает 10 *м*. Больше всего благоприятст-

вует росту водорослей разрушение волн по первому типу, которое сопровождается появлением длинных прибойных потоков. В таких условиях, так же как в местах с постоянными течениями, водоросли достигают наиболее крупных размеров. Разрушение волн по второму и особенно по третьему типу сопровождается сильными ударами больших масс воды о дно, что приводит к повреждению слоевищ водорослей, и в таких местах они становятся короче.

Действие волн может сказываться на вертикальном распределении водорослей. У открытых побережий морей и океанов, к которым подходят крупные волны с больших водных пространств, на глубине от 0 до 15 *м*, в зависимости от рельефа дна бывают зоны, лишенные макроскопических (крупных) водорослей. Исключение составляют корковые известковые красные водоросли, способные противостоять сильным ударам волн. Заросли прочих водорослей располагаются или на малых глубинах, куда доходят ослабленные волны, образующиеся после разрушения более крупных, или на большой глубине, если там достаточно света, где не сказывается разрушительное действие крупных волн.

Интенсивному развитию бентосных водорослей способствует также умеренное (не до загрязнения) содержание в воде биогенных веществ. В пресных водах это характерно для неглубоких прудов и берегов озер, заводей по берегам рек; в морях — для мелких заливов. Источниками биогенных веществ в воде служат береговые стоки и донные отложения, особенно велика роль последних как аккумуляторов органических остатков. В донных отложениях в результате жизнедеятельности бактерий и грибов происходит минерализация органических остатков; сложные органические вещества переходят в простые неорганические соединения, доступные для использования фотосинтезирующими растениями. Наиболее благоприятны для развития бентосных водорослей места с отложением органических остатков на небольших глубинах с достаточным освещением, твердыми грунтами для поселения водорослей и слабым движением воды. Здесь продукты минерализации быстро вовлекаются в процессы фотосинтеза, а слабое движение воды содействует их переносу от донных отложений в заросли водорослей и способствует обогащению придонной воды кислородом, что препятствует появлению в ней сероводорода, губительного для живых организмов.

Влияние изменений в содержании биогенных веществ в воде на рост макроскопических бентосных водорослей особенно заметно в тропических морях. В экваториальном поясе воды океанов бедны биогенными элементами, соответственно по открытым берегам островов такие водоросли встречаются нечасто и имеют мелкие слоевища (высотой до 10 *см*). В лагунах и заливах при наличии илистого песка на малых глубинах количество водорослей резко возрастает, а те виды, что встречались в открытых местах, увеличиваются в размерах в 2—3 раза. В тропическом поясе встречаются большие пространства прибрежных вод, например западное побережье Индии, отличающиеся повышенным содержанием биогенных веществ из-за апвеллинга — подъема глубинных вод. В таких районах тропических морей заросли крупных водорослей наблюдаются и на открытых берегах.

В местах, где отсутствует движение воды и она не обогащена биогенными веществами, бентосные водоросли растут плохо. Это бывает на скалистых берегах бухт с большим уклоном дна и значительными глубинами в центре, из-за чего вещества от донных отложений не выносятся в верхние горизонты. Макроскопические морские водоросли могут отсутствовать в открытых местах на отвесных стенах скал, когда глубина около них превышает полдлины волны. При таких условиях волны отражаются без разрушения, а значит, отсутствует забуруниваие и интенсивное движение воды у поверхности скал. Зато на тех же скалах макроскопические водоросли образуют сплошной покров на наклонной поверхности волноприбойной ниши, выбитой волнами у уреза воды.

Кроме света, движения воды и содержания биогенных веществ, произрастание бентосных водорослей зависит от присутствия растительноядных водных животных (морских ежей, брюхоногих моллюсков, ракообразных, рыб). Это особенно заметно по зарослям ламинариевых водорослей, отличающихся среди морских водорослей крупными размерами. Нижняя граница их произрастания нередко определяется присутствием морских ежей. Если уничтожать ежей и следить, чтобы они не наползали снова, то ламинариевые начинают расти глубже. У атлантических берегов Канады установлена зависимость между выловом омаров и величиной площади под зарослями ламинариевых водорослей. Когда вылавливали много омаров, заросли водорослей сокращались. Достаточно было уменьшить промысел омаров — площадь под зарослями увеличивалась. Оказывается, омары питаются морскими ежами и вылов омаров способствовал увеличению их численности.

Замечено, что в тропических морях в некоторых местах рыбы полностью выедают виды зеленых, бурых и красных водорослей с мягкими слоевищами, в результате остаются несъедобные для рыб и других животных сине-зеленые водоросли и представители других групп водо-

рослей, имеющих жесткие слоевища. Брюхоногие моллюски, ползая по дну, поедают микроскопические водоросли и мелкие проростки макроскопических видов.

На произрастание определенных видов водорослей влияют не только свет, грунт, движение воды, ее химический состав, растительноядные животные, но и присутствие других видов водорослей. Лучше всего это заметно на морских видах фукусов. Обычно они растут в зоне, обнажаемой во время отливов, глубже грунт занят другими водорослями. В Арктике, где число видов водорослей уменьшается, Fucus distichus растет и глубже. То же самое происходит с Fucus vesiculosus и в сильно опресненном Балтийском море.

В настоящее время в связи с усиливающимся загрязнением прибрежных вод наблюдается исчезновение крупных морских водорослей в некоторых бухтах. Но если из чистых мест туда перенести и закрепить крупные слоевища водорослей, то они будут расти. Как установлено, в загрязненных местах усиленно развиваются микроскопические бентосные водоросли, которые быстро обрастают проростки более крупных водорослей и губят их. Немаловажную роль при этом играет то обстоятельство, что зачатки крупных водорослей по размерам часто не превосходят даже одноклеточных водорослей.

Влияние бентосных водорослей друг на друга начинается с момента оседания и прорастания спор. Например, во время эксперимента зооспоры ламинариевых не прорастали, когда в сосуде находились кусочки слоевища аскофиллума.

В холодных морях на бентосные водоросли оказывает влияние лед. В зависимости от его толщины, движения и торошения заросли водорослей могут быть уничтожены (стерты) до глубины в несколько метров. Поэтому, например, в Арктике многолетние водоросли (фукус, ламинария) легче всего найти у берега среди валунов и выступов скал.

Многообразное влияние на жизнь бентосных водорослей оказывает температура. Наряду с другими факторами она определяет скорость роста, темп и направление развития бентосных водорослей, момент закладки у них органов размножения. Так, во многом именно температура определяет, в какой момент слоевища некоторых бурых водорослей (например, пунктарии) из микроскопических и нитевидных развиваются в макроскопические и паренхиматические. При этом имеет значение температура воды в строго определенные моменты жизни водорослей. Так, органы размножения на гаметофитах ламинарии японской (Laminaria japonica) закладываются только при температуре ниже +10 °C, причем достаточно, чтобы она продержалась в течение всего лишь одной ночи. До этого момента и после температура может быть выше (+15... +20 °C).

Температура воды влияет и на глубину произрастания бентосных водорослей. При уменьшении температуры интенсивность дыхания ослабевает быстрее, чем интенсивность фотосинтеза. Это приводит к тому, что компенсационная точка (момент, когда процессы фотосинтеза и дыхания уравновешивают друг друга) устанавливается при меньшей освещенности, т. е. на большей глубине. Поэтому бывают случаи, когда в северном полушарии вид на севере ареала растет на большей глубине, чем на юге.

Температура оказывает влияние на поширотное географическое распространение водорослей. В первую очередь ее действие проявляется косвенным путем — в ускорении или замедлении темпов роста и развития отдельных видов, что ведет к вытеснению одних водорослей другими.

Лишь иногда на границе распространения некоторых видов наблюдаются признаки их морфологического недоразвития, связанного с непосредственным влиянием температуры. Обычно это происходит в Арктике, где общее число видов сокращается и соответственно ослабевает конкуренция между оставшимися видами бентосных водорослей.

Из всего сказанного можно сделать вывод: свет — основной источник энергии для бентосных водорослей как фотосинтезирующих растений, но степень его использования зависит от обеспеченности всех сторон обмена веществ, т. е. от температуры, содержания биогенных и биологически активных веществ, кислорода и неорганических источников углерода, а главное — от темпов поступления этих веществ в слоевище, что находится в зависимости от концентрации веществ и от скорости движения воды. В значительной степени возможность произрастания бентосных водорослей в конкретном месте определяется биотическими факторами — конкуренцией со стороны других водорослей и численностью растительноядных животных. Все это приводит к тому, что отдельные виды бентосных водорослей растут далеко не на всех глубинах, где позволяет им свет, и не во всех водоемах с подходящими световым и гидрохимическим режимами.

В континентальных водоемах в зависимости от приспособленности видов бентосных водорослей к определенным гидрохимическим, световым и гидрологическим условиям, от их способности переносить высыхание сложились сообщества мелких стоячих водоемов (луж, прудов), крупных водоемов (озер, водохрани-

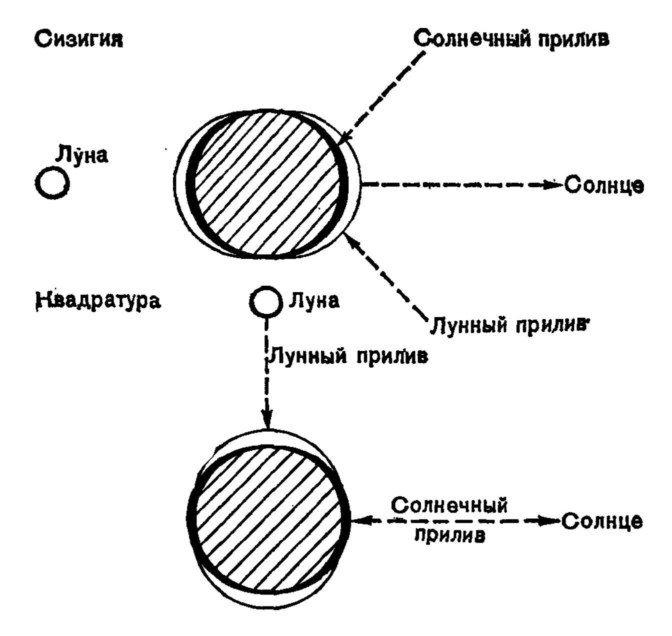


Рис. 33. Объяснение сизигийных и квадратурных приливов.

лищ) и текучих вод (ручьев, рек). В глубоких водоемах, где свет не проникает до дна, водоросли населяют прибрежную зону, называемую иногда литоралью (в морской гидробиологии этот термин имеет иной смысл). Нижняя граница прибрежной зоны в континентальных водоемах соответствует границе проникновения света.

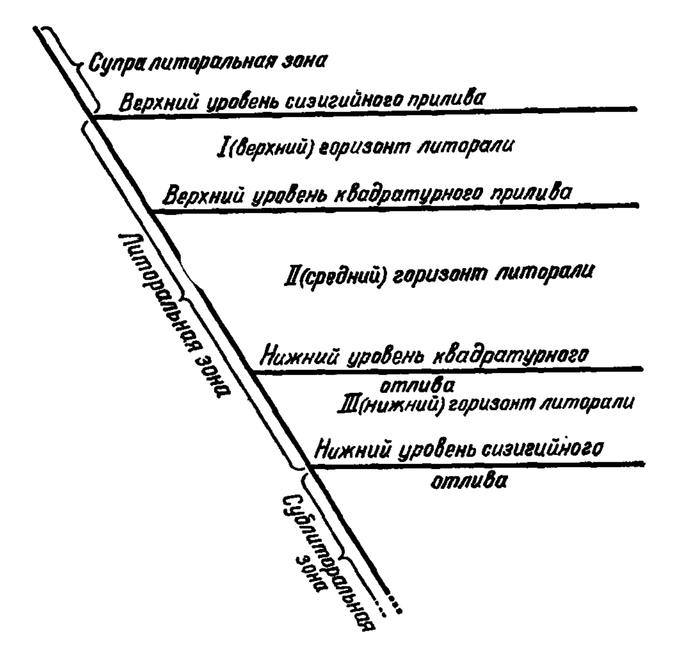


Рис. 34. Колебания уровня моря при приливах и расчленение прибрежной части на зоны.

Сообщества бентосных водорослей в море выделяются по биотопам (местообитаниям), характеризующимся иными факторами, чем в континентальных водоемах.

В большинстве морей наблюдаются явления прилива и отлива, выражающиеся в периодическом повышении и понижении уровня воды вследствие влияния сил притяжения Луны и Солнца. Приливы случаются одновременно на противоположных сторонах Земли, лежащих вблизи линии, направленной на Луну и Солнце. «Горб», обращенный к небесным телам, появляется в результате прямого притяжения, а «горб» на противоположной стороне Земли вызван наименьшим притяжением. Из-за вращения Земли в каждом пункте на берегу моря в течение суток должно наблюдаться два прилива и два отлива. Приливы не бывают всюду одинаковыми, так как перемещение водной массы (приливной волны) и уровень подъема воды зависят от очертаний суши, широты места, атмосферного давления, ветра и других факторов. Поэтому в разных местах Земли бывают приливы: полусуточные (2 прилива в сутки), суточные (1 прилив в сутки), смешанные с преобладанием по высоте полусуточных приливов, смешанные с преобладанием по высоте суточного прилива. У побережья Баренцева моря, на Кольском полуострове, высота приливов достигает 4 *м*, в Гижигинском заливе — до 11 *м*. В то же время во внутренних морях, отделенных от океана узкими проливами, прилив не заметен. Например, в Таллине он меньше 3 *см*.

Прибрежную часть приливных морей, населенную бентосными водорослями, делят на три зоны: супралиторальная, литоральная, сублиторальная. Литоральная зона (литораль) лежит между крайними уровнями прилива и отлива. Выше расположена супралиторальная зона (супралитораль). Ниже литоральной зоны находится сублиторальная (сублитораль). В бесприливных морях (Черное, Балтийское, Каспийское и др.) тоже выделяют три зоны, но литоралью здесь именуют прибойную зону, которую иногда более правильно называют псевдолиторалью.

Супралитораль бедна водорослями, так как поверхность грунта увлажняется нерегулярно, только брызгами прибоя при сильном волнении. Значительное влияние на развитие водорослей здесь оказывают атмосферные осадки и сток с суши. Поэтому в супралиторали живут в основном микроскопические водоросли, приспособленные к большим колебаниям влажности и солености.

По условиям существования бентосных водорослей и животных литораль делится на три

горизонта. Это связано с тем, что уровень моря во время приливов и отливов не постоянен. Два раза в месяц, в новолуние и полнолуние, Земля, Луна и Солнце оказываются примерно на одной линии; при этом происходят наибольшие приливы и отливы, называемые сизигийными. Ими определяются верхняя и нижняя границы литоральной зоны. В фазе первой и последней четвертей Луны, когда силы притяжения Луны и Солнца направлены под прямым углом друг к другу, амплитуда приливов и отливов наименьшая (квадратурные приливы и отливы) (рис. 33). В соответствии с этим различают: I, верхний горизонт — от верхнего уровня сизигийного прилива до верхнего уровня квадратурного прилива; II, средний горизонт — от верхнего уровня квадратурного прилива до нижнего уровня квадратурного отлива; III, нижний горизонт — от нижнего уровня квадратурного отлива до нижнего уровня сизигийного отлива (рис. 34). Как видим, время обсыхания водорослей сокращается от верхнего горизонта к нижнему. Если верхний горизонт заливается водой полностью только в сизигийный прилив, то нижний горизонт, наоборот, полностью обнажается только в сизигийный отлив.

В зависимости от уклона дна и высоты приливов ширина литоральной зоны бывает от нескольких метров до нескольких километров. В среднем и нижнем горизонтах литорали растут уже заросли макроскопических бентосных водорослей, среди которых в морях СССР есть промысловые растения: виды фукуса, аскофиллум узловатый (Ascophyllum nodosum). Для литоральных водорослей характерна способность переносить высыхание, сильные колебания солености и температуры.

Сублитораль простирается от нижнего уровня сизигийного отлива до нижней границы произрастания водорослей. В северных морях ее нижняя граница проходит на глубине 40—50 *м*; в тропических и субтропических морях при высокой прозрачности воды она может пролегать на глубине до 200 *м*.

Сублитораль делится на два горизонта: верхнюю сублитораль и нижнюю сублитораль. Для верхней сублиторали характерны густые заросли макроскопических водорослей на твердых грунтах. Это связано с достаточным освещением и постоянным движением воды, вызванным разрушением волн у берега. Нижняя граница верхней сублиторали в морях СССР проходит на глубине 6—10 *м*, реже 25 *м*. Нижняя сублитораль характеризуется большим постоянством факторов среды и незначительным освещением. Здесь преобладают красные водоросли, лучше приспособленные к фотосинтезу на больших глубинах, когда остаются в основном зеленые и синие лучи; зеленых и бурых водорослей встречается меньше. В тропиках, однако, на больших глубинах (50—70 *м*) преобладают сифоновые зеленые водоросли, на этих же глубинах встречаются бурые водоросли, в частности виды рода ламинария. Находки Laminaria rodriguezii в Адриатическом море известны с глубины около 200 *м*.

В сообществах бентосных водорослей, в основном морских, когда в их состав входят виды с крупными слоевищами, хорошо выражена ярусность. Иногда можно насчитать до 5 ярусов, нижний из которых образован видами с корковидными слоевищами.

Почти на всех макроскопических бентосных водорослях всегда присутствуют эпифиты. Это могут быть тоже макроскопические виды (высотой 10—20 *см*), но еще больше полумакроскопических (0,5—1 *см*) и микроскопических водорослей; последние растут как на растении-хозяине, так и на других более крупных эпифитах. Эпифитные водоросли могут настолько плотно обрастать слоевище хозяина, что происходит его отмирание и разрушение. Особенно много эпифитов развивается на водорослях с кустистыми слоевищами, растущими в местах с ослабленным движением воды и повышенной концентрацией биогенных веществ.

Из-за широко распространенного у бентосных водорослей явления эпифитизма их заросли можно сравнить с тропическими лесами. Наиболее крупные морские водоросли растут в умеренных и холодных водах. Заросли их бывают настолько густыми, что при погружении в них аквалангисты испытывают чувство неуверенности и страха. Это настоящие подводные джунгли. Только на суше джунгли находятся в экваториальном поясе, а в морях они встречаются в субарктическом, субантарктическом и умеренных поясах.

НАЗЕМНЫЕ ВОДОРОСЛИ

Наземные, или, как их еще называют, воздушные, водоросли окружают нас повсюду, но мы обычно не замечаем их. И это понятно, так как неспециалисту трудно представить себе, что водоросли, само название которых предполагает жизнь в воде, могут обильно разрастаться вне водоемов. Однако это так, и стоит только внимательно приглядеться к окружающей нас природе, как мы начнем легко узнавать их. Позеленевшие тротуары под водосточными трубами, зеленые слизистые налеты на срубах колодцев, порошковатые зеленые налеты при основании деревьев в парках — вот некоторые самые ближайшие примеры этих водорослей.

Таким образом, экологическую группировку наземных водорослей составляют все те формы, которые обитают вне водоемов на поверхности различных твердых субстратов, благодаря чему они в течение всей жизни окружены воздухом (отсюда и происходит второе название этой группировки — воздушные водоросли). Эти водоросли поселяются на стволах деревьев и кустарников, на мхах, валунах и скалах, во влажном тропическом климате — на листьях деревьев и кустарников и надземных частях травянистых растений, а также на заборах, стенах домов, крышах и т. п.

Условия существования водорослей на подобного рода местах очень своеобразны и характеризуются в первую очередь частой и резкой сменой основных факторов — влажности и температуры. Увлажняются эти водоросли в большинстве случаев только дождем или ежедневной росой, а в засушливые периоды высыхают настолько, что могут быть растерты в порошок; днем они сильно прогреваются, ночью охлаждаются, а зимой промерзают. Правда, не все указанные местообитания в этом отношении одинаковы и, например на стенах оранжерей или на скалах, орошаемых брызгами от водопада, условия жизни довольно постоянны, но все же в целом наземные местообитания существенно отличаются от водных. Естественно, эти группировки дают непосредственные переходы, с одной стороны, к почвенным водорослям (постоянные поселения водорослей на поверхности почвы), с другой стороны, к водным группировкам (поселения водорослей в лужах среди скал, в заболоченных местах и т. п.).

К неблагоприятным условиям наземных местообитаний приспособились сравнительно немногие водоросли, но все же общее количество водорослей, способных вести наземный образ жизни, превышает несколько сотен. Наземные местообитания заселяют микроскопические одноклеточные, колониальные и нитчатые водоросли, как правило, способные развиваться в массовом количестве в виде порошкообразных или слизистых налетов, войлокообразных масс, мягких или твердых пленок и корочек. Большинство из них относится к сине-зеленым (отдел Cyanophyta) и зеленым (отдел Chlorophyta) водорослям, значительно меньшим числом видов представлены диатомовые водоросли (отдел Bacillariophyta).

На коре деревьев самыми обычными поселенцами являются такие повсеместно распространенные зеленые водоросли, как одноклеточный плеврококк и нитчатая трентеполия (табл. 2, *1*, *2*). Первая водоросль образует порошковатые ярко-зеленые налеты преимущественно у основания деревьев и пней, а вторая занимает подчас все протяжение ствола доверху, хорошо бросаясь в глаза кирпично-красным цветом своих налетов, обусловленным скапливающимся в ее клетках оранжевым маслом. Обе они всегда занимают северную (теневую) сторону стволов. Особенно эффектны налеты трентеполии на белом фоне коры берез. Эти водоросли, раз поселившись, уже не исчезают, а сохраняются круглый год. В неблагоприятные периоды, когда водоросли зимой промерзают, а летом временами совершенно высыхают, они, конечно, не живут, а находятся в состоянии анабиоза, но стоит только наступить благоприятным условиям, как водоросли вновь начинают пышную вегетацию. В этих же условиях могут встретиться виды широко известной хлореллы, хлорококка (табл. 2, *3*, *4*), некоторых других протококковых и мелких нитчатых зеленых водорослей, но они редко образуют такие чистые поросли, как плеврококк и трентеполия.

Менее заметны в лесу разрастания водорослей среди мхов — на их листьях и стеблях. Здесь широко распространена особая группировка так называемых бриофильных (т. е. мохолюбивых) диатомовых водорослей, специфичны также некоторые формы зеленых и желто-зеленых водорослей, поселяющиеся среди торфяных мхов, легко обнаруживаются темноокрашенные, чернильно-синие поднимающиеся кверху заостренные пучки, образованные сине-зеленой водорослью шизотриксом (Schizothrix friesii, табл. 2, *6*).

В еще более суровых условиях находятся водоросли, поселяющиеся на поверхности обнаженных скал, но систематический состав их уже другой. Наряду с диатомовыми и некоторыми, преимущественно одноклеточными, зелеными здесь наиболее обычны сине-зеленые водоросли, образующие разнообразные налеты и корочки. В сухом состоянии они почти черные и легко крошатся, а при увлажнении становятся слизистыми и значительно светлеют. Из них наиболее часто встречаются на скалах виды колониальной глеокапсы (табл. 2, *5*), отличающиеся толстыми слизистыми оболочками, бесцветными или окрашенными в желтый, красный или фиолетовый цвет, а также виды стигонемы (табл. 2, *7*), толстые ветвящиеся нити которой состоят из нескольких рядов клеток и окружены коричневыми слизистыми обвертками. Этим двум водорослям нередко сопутствуют виды толипотрикса и близкой к нему сцитонемы (табл. 2, *8*, *9*), некоторые ностоки (рис. 54) и ряд других.

В отличие от обнаженной скальной поверхности значительно более благоприятные для водорослей условия создаются в мелких и мельчайших расщелинах и трещинах скал. Многие водоросли способны заселять эти места. Здесь встречаются главным образом сине-зеленые во-

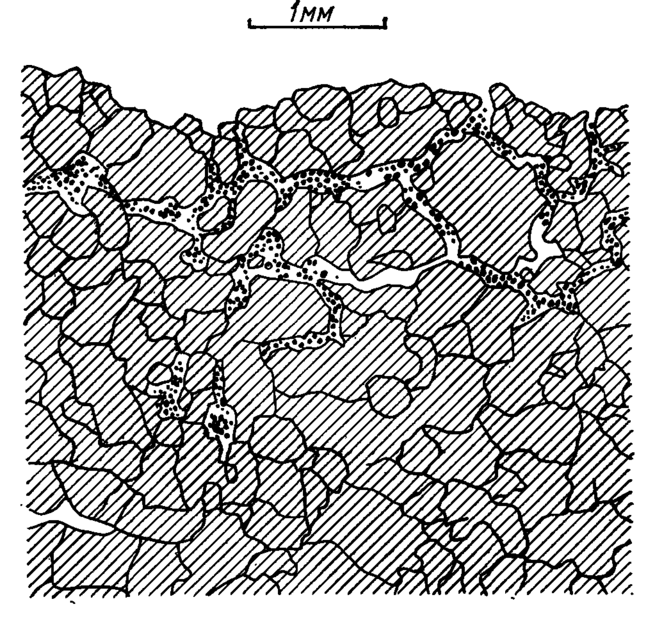


Рис. 35. Схематическое изображение поперечного среза скалы с поселением хазмолитических водорослей по трещинам породы.

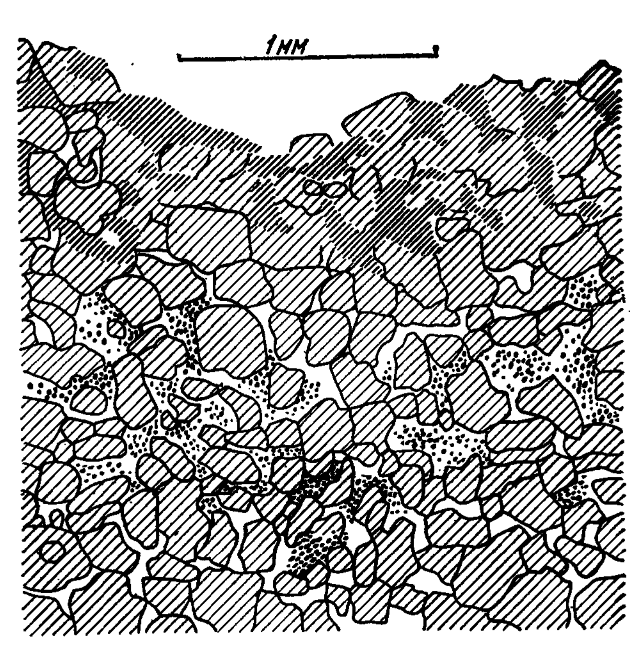


Рис. 36. Схематическое изображение поперечного среза скалы с поселением эндолитических водорослей в воздушных пространствах между частицами породы, закрытых сверху сплошной коркой.

доросли, хотя были обнаружены и одноклеточные зеленые. В расщелинах и трещинах, как бы они ни были малы, водоросли находят защиту и от резкого прямого света, и от быстрого высыхания. А на скалах, подвергающихся выветриванию, подобного рода экологические ниши образуются в несметном количестве. Отличительная особенность этих водорослевых разрастаний заключается в том, что, как бы глубоко они ни заходили в скальную породу, они все же остаются связанными с поверхностью скалы, так как трещины имеют выход наружу (рис. 35). Поэтому и по видовому составу поверхностные наскальные водоросли и водоросли из трещин оказываются сходными, т. е. водорослевая флора скальных трещин образуется путем проникновения в трещины водорослей снаружи.

Не менее широко распространена на скалах еще одна группировка водорослей — они растут в скальных породах на некоторой глубине от поверхности и без всякой связи с нею. Однако такие поселения возможны лишь на скалах, образованных известняками и песчаниками, которые отличаются светлой окраской и пористостью. Водоросли поселяются здесь в мельчайших пространствах между частицами скальной породы. Эти пространства заполнены воздухом и отделены от поверхности скалы сплошной коркой, поры которой забиты минеральным веществом (рис. 36). Такая корка толщиной не более 3 *мм* пропускает воздух и воду, но непроходима для клеток водорослей; она служит им хорошей защитой от чрезмерного солнечного света. В большинстве случаев в этих условиях поселяются только виды колониальной сине-зеленой водоросли глеокапсы. На поперечных разломах скальной породы поселения глеокапсы кажутся невооруженному глазу сплошной тонкой сине-зеленой полоской шириной до 3 *мм*, расположенной под коркой. При рассматривании таких участков в электронном сканирующем микроскопе хорошо видно, как колонии этой водоросли распределяются в воздушных камерах породы, прикрепляясь группами к кварцевым песчаникам или кристаллам основного породообразующего вещества (рис. 37). Характерная особенность этой группировки скальных водорослей — отсутствие прямого контакта с поверхностью скалы, вследствие чего ее видовой состав отличается от состава поверхностных разрастаний. По-видимому, попав в глубь скальной породы, эти водоросли в дальнейшем самостоятельно разрастаются только по горизонтали в подкорковом слое скал.

Все три типа поселения наземных водорослей на скалах получили специальные названия: на поверхности скал — э п и л и т и ч е с к и е водоросли, в трещинах скал — х а з м о л и т и ч е с к и е водоросли, в толще скальных пород — э н д о л и т и ч е с к и е водоросли (греч. «эпи» — на, «хазмо» — трещина, «эн-

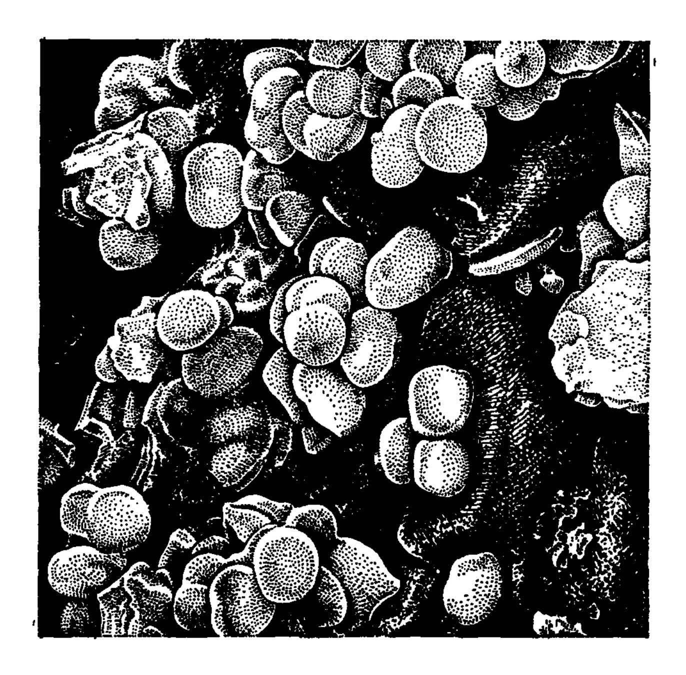


Рис. 37. Микрофотография в электронном сканирующем микроскопе поселения эндолитической водоросли глеокапсы (светлые округлые тела) в пространствах между частицами породы при увеличении в 3500 раз.



Рис. 38. Пленчатые разрастания сине-зеленых водорослей формидиум (Phormidium) и микроколеус (Microcoleus) на поверхности глинистых пустынных почв; в центре — подушка остролодочника (Oxytropis); для масштаба положен нож.

до» — в, внутри, «литос» — камень). Последние два местообитания создают для некоторых водорослей хоть и узкоспециализированные, но все же настолько благоприятные микроусловия, что хазмолитические и эндолитические водоросли получили особенно широкое распространение в крайне суровых климатических условиях — в жарких каменистых пустынях обоих полушарий и в холодных пустынях высокогорий.

Наконец, весьма своеобразную группу наземных водорослевых разрастаний составляют виды, поселяющиеся в пещерах — на их стенках, сводах, сталактитах и сталагмитах. По мере изучения пещер, которым занимается самостоятельная наука спелеология, таких «пещерных» водорослей находят все больше и больше, и в настоящее время список видов, обнаруженных в этих условиях, насчитывает уже более 100 названий, относящихся почти ко всем отделам водорослей. В некоторых отношениях пещеры предоставляют водорослям весьма благоприятные условия, отличающиеся к тому же постоянством,— таковы температура и степень увлажнения воздуха (во многих исследованных пещерах относительная влажность достигает 100%). Полное отсутствие света или едва заметные следы его, казалось бы, делают пещеры крайне неподходящими для жизни водорослей, но тем не менее они там существуют. Как и в других наземных местообитаниях, здесь также преобладают сине-зеленые водоросли.

Таким образом, можно видеть, что наземные поселения водорослей крайне разнообразны и возникают как при вполне благоприятных, так и при крайне суровых климатических условиях. Внешние и внутренние приспособления наземных водорослей к их образу жизни разнообразны и сходны с тем, что обнаруживается у почвенных водорослей, особенно тех, которые обильно разрастаются на поверхности почвы.

ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

Существование водорослей в почве, на первый взгляд несовместимое с основными особенностями этих организмов, в действительности столь же обычно, как обитание их в водоемах.

На поверхности почвы нередко можно видеть невооруженным глазом различные разрастания — кожистые или войлокообразные пленки (рис. 38) или слизистые слоевища сине-зеленых водорослей. Часто наблюдается также общее позеленение почвы, обусловленное массовым развитием микроскопических форм, рассеянных среди почвенных частиц.

Водоросли, населяющие толщу почвы, можно обнаружить лишь под микроскопом. Осо-

бенно хорошо заметны водоросли при просмотре пробы почвы или почвенной суспензии в люминесцентном микроскопе, где хлорофиллоносные клетки их выделяются красным свечением (табл. 2, *10*). Кроме того, их можно обнаружить с помощью культур, помещая почву в благоприятную для роста водорослей среду и таким образом способствуя быстрому увеличению численности имеющихся в почве зачатков водорослей. Для выявления почвенных водорослей применяют два вида культур: водные, когда небольшое количество почвы вносят в колбу со стерильной питательной средой, и почвенные, когда почву помещают в чашки Петри, увлажняют и на ее поверхность кладут стерильные покровные стекла, на которых водоросли хорошо разрастаются. Культуры выдерживают на свету при комнатной температуре и по мере роста водорослей просматривают и определяют их состав.

Общее количество обнаруженных в почве видов водорослей приближается уже к 2000. В почвах СССР к настоящему времени найдено около 1400 видов, разновидностей и форм, относящихся главным образом к сине-зеленым (438), зеленым (473), желто-зеленым (146) и диатомовым (324) водорослям (рис. 39).

Почва как среда обитания характеризуется целым рядом экологических особенностей. Она сходна как с водными, так и с воздушными местообитаниями: в почве есть воздух, но насыщенный водяными парами, что обеспечивает дыхание атмосферным воздухом без угрозы высыхания. Как промежуточную среду почву широко используют многие организмы при переходе от водного образа жизни к наземному. Для почвы характерно также относительное постоянство ее свойств. Вместе с тем почвенная среда крайне неоднородна в горизонтальном и вертикальном направлениях. В ней одновременно содержатся твердые, жидкие и газообразные вещества, а также разнообразные живые существа — бактерии, грибы, актиномицеты, представители микро- и мезофауны, вследствие чего образуются микрозоны. В почве значительнее и резче колебания температуры в сравнении с водной средой, а для поверхности ее характерны неустойчивая влажность и сильная инсоляция (освещение солнечными лучами).

Следовательно, для существования на поверхности почвы водоросли должны обладать способностью переносить засуху, колебания температуры и яркий свет.

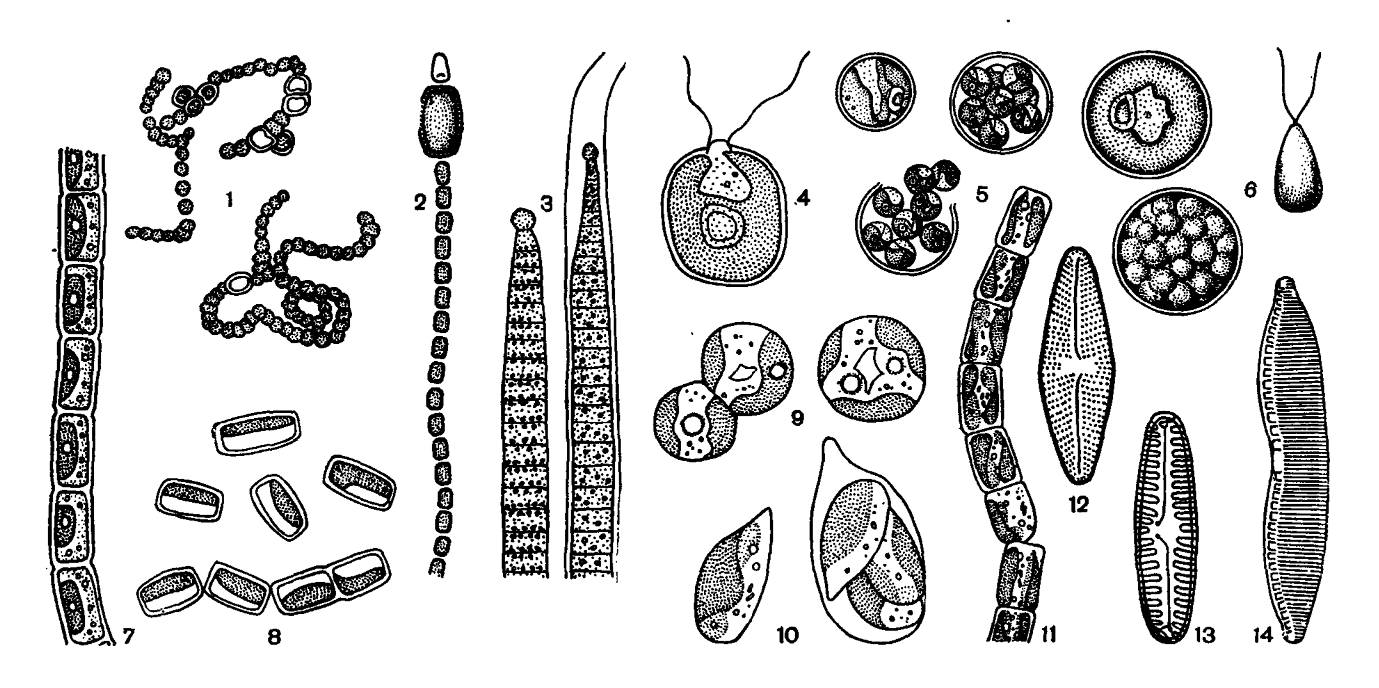


Рис. 39. Наиболее обычные водоросли, обитающие в почве:

1—3 — сине-зеленые водоросли (*1* — Nostoc microscopicum, нити из колонии с гетероцистами и спорами; *2* — Cylindrospermum licheniforme, отдельная нить с гетероцистой и спорой; *3* — Phormidium autumnale, верхние участки двух нитей, одна из них с хорошо выраженным слизистым влагалищем); *4—8* — зеленые водоросли (*4* — Chlamydomonas atactogama, отдельная клетка в вегетативном состоянии; *5* — Chlorella vulgaris, отдельная клетка, образование автоспор и выход их из материнской клетки; *6* — Chlorococcum humicola, отдельная клетка, образование зооспор и зооспора отдельно; *7* — Hormidium nitens, участок нити; *8* — Stichococcus bacillaris, короткие нити, распадающиеся на отдельные клетки); *9—11* — желто-зеленые водоросли (*9* — Pleurochloris magna, отдельные клетки разных размеров; *10* — Monodus acuminata, отдельная клетка и образование автоспор; *11* — Heterothrix exilis, участок нити); *12—14* — диатомовые водоросли (*12* — Navicula mutica; *13* — Pinnularia borealis; *14* — Hantzschia amphioxys).

Биологические особенности почвенных водорослей. Жизнеспособные водоросли находят на глубине до 2 *м* в целинных почвах и до 2,7 *м* в пахотных. Почвенные водоросли отличаются изменчивостью способа питания. На небольших глубинах, в пределах проникновения света, они, как и высшие растения, являются типичными фототрофами, используя для фотосинтеза свет слабой интенсивности (0,04—0,1% от полного света). Поэтому основную массу водорослей, как правило, обнаруживают в самых верхних слоях почвы: при достаточной влажности в слое от 0 до 1 и даже до 0,2 *см*. С глубиной как численность, так и видовое разнообразие водорослей резко падает. В целинных почвах, не подвергающихся обработке, уже на глубине 10—20 *см* количество водорослей ничтожно. По-видимому, в более глубокие горизонты водоросли заносятся с поверхности путем вмывания, а также почвенными животными и корнями растений. Однако и в полной темноте они могут оставаться живыми, а в ряде случаев даже размножаться. При невозможности фотосинтеза водоросли переходят на питание готовыми органическими веществами. Правда, их гетеротрофный рост в темноте идет значительно медленнее, чем автотрофный рост на свету. Многие водоросли, несмотря на способность к усвоению органических веществ, нуждаются в свете и в почве сохраняются лишь в покоящемся состоянии. Поэтому в глубоких слоях почвы обнаруживается сравнительно небольшое число видов, преимущественно одноклеточные зеленые и желто-зеленые водоросли. Были предположения о существовании специфических способов автотрофного питания в темноте, но пока они ничем не доказаны.

Разнообразны приспособления почвенных водорослей к существованию при низкой влажности почвы и к сохранению жизнеспособности при высыхании. В почве жизнь водорослей связана с водными пленками на поверхности почвенных частиц. В связи с этим почвенные водоросли имеют относительно мелкие размеры в сравнении с соответствующими водными формами тех же видов. С уменьшением размеров клеток возрастают их водоудерживающая способность и устойчивость против засухи.

У некоторых почвенных водорослей важным приспособлением к защите от засухи является обильное образование слизи — слизистых колоний, чехлов и обверток, состоящих из гидрофильных полисахаридов, способных быстро поглощать и удерживать большие количества воды, которые в 8—15 раз превышают сухую массу водорослей. Кроме того, клеточные оболочки большинства почвенных водорослей тоже способны к ослизнению и накоплению воды. Таким путем водоросли не только запасают воду, замедляя высыхание, но и быстро поглощают ее при увлажнении.

Особенность почвенных водорослей — «эфемерность» их вегетации, т. е. способность быстро переходить из состояния покоя к активной жизни и наоборот. Корочки водорослей на почве, высыхающие в сухие периоды, начинают расти уже через несколько часов после увлажнения.

Есть много примеров длительного сохранения жизнеспособности водорослей. Из почв, хранившихся в сухом состоянии десятки лет, были выделены многие виды водорослей. Удалось оживить гербарный экземпляр сине-зеленой водоросли носток (Nostoc commune) после 107 лет хранения.

Точно так же почвенные водоросли способны переносить разные колебания температуры почвы. В опытах многие из них оставались живыми при очень высокой (до +100 °С) и очень низкой (до —195 °С) температуре. Холодостойкость водорослей подтверждается широким распространением их в местообитаниях с постоянной или длительной низкой температурой. Так, исследования показали, что наземные водоросли — важнейшая составная часть растительности Антарктиды. Эти водоросли имеют почти черный цвет, благодаря чему температура их тела оказывается выше по сравнению с температурой окружающей среды.

Во многих случаях у водорослей, обитающих на поверхности почвы, появляются приспособления для защиты от избыточного освещения — темные слизистые чехлы вокруг клеток. Особенно устойчивы против ультрафиолетового облучения сине-зеленые водоросли.

Почвенные водоросли обладают устойчивостью против радиоактивных излучений. Первыми растениями, которые появились на грунте, разрушенном ядерным взрывом при испытаниях в штате Невада (США), были сине-зеленые водоросли.

Благодаря перечисленным приспособлениям почвенные водоросли способны существовать даже при крайне неблагоприятных условиях среды. Этим объясняются широкое распространение почвенных и наземных водорослей и быстрота их разрастания даже при кратковременном появлении необходимых факторов. Почвенные водоросли представляют большой общебиологический интерес как организмы необыкновенной выносливости и устойчивости к крайним условиям существования.

Распространение водорослей в почвах. Количество водорослей в почве очень различно в зависимости от условий среды, в особенности от водного и солевого режимов почвы, от наземной растительности, а в окультуренных почвах — от агротехники. Так, в целинных

почвах численность водорослей в разное время года колеблется от 0,5 до 300 тыс. клеток в 1 *г* почвы в слое от 0 до 10 *см* и до 8 млн. клеток в 1 *г* в слое от 0 до 2 *см*. В пахотных почвах насчитывается до 1 млн. клеток в 1 *г* почвы в слое от 0 до 10 *см*. Таким образом, численность водорослей в почвах можно сравнивать с численностью почвенных грибов, актиномицетов и простейших.

Характер распространения водорослей меняется при переходе от одной почвенно-растительной зоны к другой. На участках с разреженным растительным покровом водоросли занимают свободную поверхность почвы, где быстро и интенсивно разрастаются в периоды временного увлажнения и благоприятной температуры. В арктической пустыне и в тундре такие пленки образованы зелеными, желто-зелеными и сине-зелеными водорослями. В толще тундровых почв водоросли (главным образом одноклеточные зеленые) развиваются лишь в самых верхних слоях.

Под сомкнутой травянистой растительностью в хорошо сформированных почвах дерново-подзолистой и черноземной зон развиваются диффузные группировки почвенных водорослей, распространенные по всему корнеобитаемому слою. При наличии свободных пространств многие из этих видов выходят и на поверхность, образуя временные пленки.

К луговым ассоциациям дерново-подзолистой зоны приурочены наиболее сложные группировки водорослей, характеризующиеся большим разнообразием видов и жизненных форм. Биомасса их достигает 300 *кг/га*. В луговых и ковыльных степях с густым травостоем развитие водорослей идет менее интенсивно, по-видимому, из-за сухости верхних слоев почвы и накопления массы степного войлока.

Под лесной растительностью в подзолистых и серых лесных почвах водоросли развиваются преимущественно в верхнем слое почвы, а также в опаде. Водорослевые группировки лесных почв однообразны по всей зоне. В них преобладают зеленые и желто-зеленые водоросли, количество которых достигает 30—85 тыс. клеток в 1 *г*, а биомасса не превышает 20 *кг/га*.

На южных почвах с разреженным травостоем (сухие степи, полупустыни и пустыни) усиливается развитие эфемерных поверхностных водорослевых пленок, которые сформированы преимущественно видами сине-зеленых. В одних случаях это кожистые пленки, образованные нитчатыми водорослями (Microcoleus, Phormidium, Schizothrix), в других — слизистые, хорошо оформленные слоевища (Nostoc commune с сопутствующими видами), а иногда встречаются войлокообразные скопления разных видов.

При окультуривании почвы группировки водорослей сильно изменяются и становятся более однородными. На пахотных почвах нередко наблюдается интенсивное позеленение поверхности, так называемое «цветение», обусловленное массовым развитием микроскопических водорослей (до 20 млн. клеток на 1 *см*^{2}). Оно происходит при сочетании благоприятных условий (тепла и влажности почвы) с наличием легкодоступной пищи. Народная примета говорит, что «цветение» почвы обещает богатый урожай.

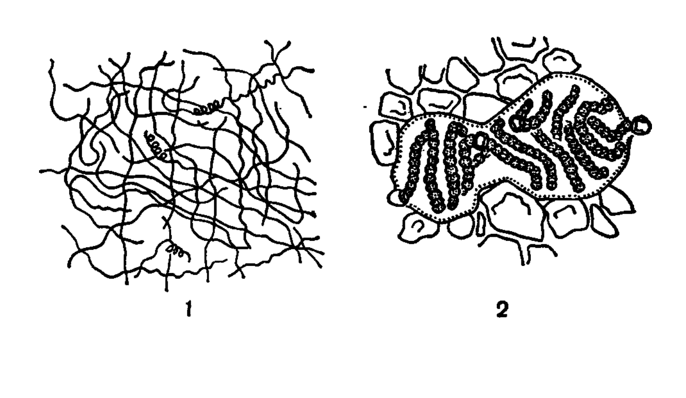
Рост водорослей в пахотных почвах особенно стимулируется внесением минеральных удобрений и известкованием, а также улучшением водного режима.

Роль почвенных водорослей в почвообразовании и в жизни биогеоценоза. Почвенные водоросли оказывают разнообразное влияние на жизнь биогеоценоза: на почву, населяющие ее организмы и непосредственно на высшие растения.

На первых этапах почвообразования водоросли участвуют в процессе выветривания горных пород и в создании первичного гумуса на чисто минеральных субстратах. За счет органического вещества, созданного водорослями, развиваются низшие гетеротрофные организмы. Такова же роль водорослей в формировании примитивных почв, лишенных растительности. Например, на пустынных почвах такырах водоросли служат главным источником органического вещества, образуя до 500 и даже до 1400 *кг* сухой массы на гектар. Различные грунты, разрушенные деятельностью человека, например промышленные отвалы, тоже в первую очередь зарастают водорослями.

В сформированных почвах, покрытых растительностью, роль водорослей еще более разнообразна. Основными процессами, осуществляемыми водорослями в почве, являются накопление органического вещества, фиксация азота атмосферы, закрепление минеральных удобрений, действие на физические свойства почвы.

Накопление органического вещества водорослями особенно заметно в случае массовых разрастаний их на поверхности почвы. Биомасса водорослей (выраженная в сырой массе) достигает 600 *кг/га* в слое от 0 до 10 *см* и 1,5 *т/га* в поверхностных разрастаниях. Однако в течение вегетационного периода эта биомасса неоднократно обновляется. Так, в дерново-подзолистой почве, поддерживаемой в состоянии чистого пара (без растений), и в почве суходольного луга при изменяющейся влажности почвы продукция водорослей за месяц втрое превысила максимальную биомассу, т. е.



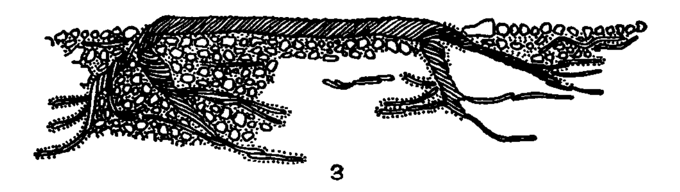


Рис. 40. Схематическое изображение влияния сине-зеленых водорослей на закрепление почвенных частиц:

1 — начальная стадия войлокообразных разрастаний нитчатых форм по поверхности субстрата; *2* — молодая колония ностока (Nostoc), погруженная в песок и склеивающая песчинки колониальной слизью (поперечный срез); *3* — разрастание микроколеуса (Microcoleus) в форме жгута, разветвляющегося в почве на более мелкие жгуты и отдельные нити, скрепляющие рыхлую почву (поперечный срез).

масса водорослей обновилась по крайней мере три раза за месяц. Следовательно, общее количество органического вещества, образуемого водорослями, значительно превышает те цифры, которые получаются при учете. Выяснилось, что быстрое — за несколько часов — удвоение количества водорослей происходит при повышении влажности почвы.

Водоросли прямо или косвенно участвуют в обогащении почвы азотом. Многие сине-зеленые водоросли являются фиксаторами атмосферного азота. В почвах СССР обнаружено 95 видов водорослей, для которых экспериментально доказана азотофиксация. В целинных почвах умеренной полосы накопление азота водорослями достигает 17—24 *кг/га*, а на поливных полях тропической зоны — до 90 *кг/га*. Методом меченых атомов доказано, что фиксированный водорослями азот может усваиваться другими водорослями, грибами и высшими растениями.

Кроме того, водоросли стимулируют активность некоторых азотфиксирующих бактерий, в частности азотобактера и клубеньковых бактерий.

Органическое вещество водорослей оказывает большое влияние как на почвенную микрофлору и фауну, так и на физико-химические свойства почвы. Прижизненными выделениями водорослей, а также их отмирающими или ослабленными клетками питаются многие бактерии и грибы. Слизистые чехлы и обертки водорослей обильно заселены различными бактериями, иногда грибами и даже водорослями других видов. Таким образом, клетки или талломы водорослей в почве являются центрами более или менее устойчивых микробных ценозов — элементарных экосистем.

Значительная часть органического вещества водорослей становится пищей различных почвенных животных: простейших, клещей, нематод, энхитреид, кивсяков, дождевых червей, личинок некоторых насекомых. Так, одна энхитреида съедала за сутки до 320 тыс. клеток хлореллы или 100 тыс. клеток ностока. По-видимому, почвенные животные являются одним из важных факторов, определяющих динамику численности водорослей.

Влияние водорослей на свойства почвы проявляется прежде всего в том, что в процессе роста водорослей происходит биологическое поглощение легкорастворимых минеральных солей, которые постепенно освобождаются и усваиваются корнями растений. Поверхностные пленки водорослей могут иметь противоэрозионное значение и влиять на водный режим почвы. Нитчатые водоросли механически оплетают частицы почвы, закрепляя их, и склеивают обильной слизью (рис. 40). О масштабах этого процесса говорят такие цифры. В разрастаниях на поверхности песчаных почв общая длина нитей водорослей (Hormidium, Schizothrix, Phormidium) составляла несколько десятков метров на 1 *см²* (22—65 *м/см²*) при толщине 2—7 *мкм*.

В почве складываются определенные взаимодействия между водорослями и корнями растений. Нередко в прикорневой зоне обнаруживается повышенное количество водорослей, использующих, по-видимому, корневые выделения. С другой стороны, известны факты стимулирующего влияния водорослей на рост корней.

Как и водоросли других экологических группировок, почвенные водоросли выделяют в окружающую среду немало биологически активных веществ. Однако этот вопрос пока мало изучен.

ВОДОРОСЛИ ГОРЯЧИХ ИСТОЧНИКОВ

Горячие источники имеются в разных местах земного шара. На территории СССР их также немало, например на Кавказе, в Сибири, в Средней Азии, на Камчатке. Связанные с подземными водами, они могут иметь высокую температуру воды, доходящую иногда почти до точки кипения. Оказывается, и в таких

условиях могут поселяться водоросли. Нередко они разрастаются здесь большими дерновинами сине-зеленого или коричневого цвета, плавающими на поверхности воды или выстилающими дно и стенки водоемов. Предельную температуру воды, при которой еще удавалось находить водоросли, разные исследователи указывают разную. Для одних источников предел жизни определяется температурой + 52 °С, тогда как для других он значительно выше — до +75, +80 и даже до +84 °С.

Кроме высокой температуры, вода горячих источников обычно отличается также высоким содержанием солей, т. е. они относятся к числу так называемых минеральных источников. Водоросли обычно поселяются также в сильно загрязненных горячих водах, спускаемых фабриками, заводами и электростанциями.

Самыми типичными обитателями горячих вод, или, как их еще называют, термофильными (любящими тепло) водорослями, являются сине-зеленые. К ним относится наибольшее количество видов, живущих в этих условиях и выносящих наиболее высокую температуру. В значительном количестве здесь встречаются также диатомовые, но они обычно ютятся в более холодных местах по окраинам водоемов. Наконец, меньше всего термофильных форм среди зеленых водорослей. Так, например, в хорошо изученных горячих источниках Камчатки, температура которых достигает +75,7 °С, было обнаружено 52 вида водорослей, из которых 28 относилось к сине-зеленым, 17 — к диатомовым и только 7 — к зеленым. Наиболее специфичными для горячей воды оказались опять-таки сине-зеленые, из 28 видов которых только 8 были встречены и в других водоемах, тогда как большая часть диатомовых и зеленых обитала на Камчатке как в теплых, так и в холодных водах.

При изучении горячих источников Греции с диапазоном температуры от +28 до +89,5 °С было обнаружено, что флора термофильных сине-зеленых водорослей насчитывает здесь 128 видов, разновидностей и форм. Характерно, что преобладающую часть из них (77%) составляют нитчатые представители, меньшую часть (23%)— одноклеточные. В свою очередь, из нитчатых сине-зеленых водорослей в горячих источниках подавляющее большинство видов (67%) относится к порядку осциллаториевых (Oscillatoriales), тогда как представителей порядка ностоковых (Nostocales) примерно в 7 раз меньше (10%). Количество видов, населяющих тот или иной источник, колеблется очень значительно — от 15 до 83, но преобладающего, массового развития в каждом из них достигает всего 2—5 видов. Сходные данные получены и для хорошо изученных горячих

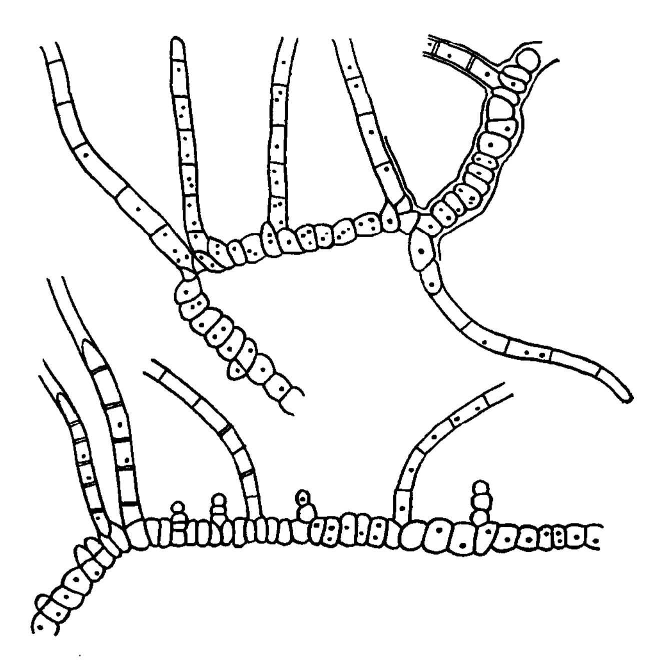


Рис. 41. Сине-зеленые водоросли горячих источников: мастигокладус (Mastigocladus laminosus), нити типичного строения.

источников Йеллоустонского национального парка в США, где было обнаружено еще больше, 166 видов сине-зеленых водорослей.

Чем выше температура источников, тем меньше видов может их населять. Больше всего видов было встречено при +35... +45 °С. Если разбить все горячие источники на температурные группы, то, объединив данные по Греции и Йеллоустонскому парку, получим следующие цифры: при +28... +35 °С найдено 65 видов; при +35... +40 °С — 85—86 видов; при +45... +50 °С — 60—68 видов; при +65... +70 °С — 5—18 видов; при +75... +80 °С — 0—6 видов; при +85... +90 °С — 0—2 вида. Однако для других мест известны еще более контрастные цифры. Так, в горячих источниках Венгрии при температуре +67,8 °С было обнаружено 29 видов, а при +75,8 °С — 14 видов сине-зеленых водорослей.

При всей обширности списков водорослей, обнаруженных в горячих источниках, все же специфически термофильных водорослей, характерным признаком которых считают неспособность к существованию при температуре ниже + 30 °С, не так много. Нередко оказывается, что бóльшая часть водорослевого населения горячих источников состоит из водорослей холодных вод, лишь приспособившихся к высокой температуре. К числу наиболее типичных и широко известных термофилов, распространенных в горячих источниках всего земного шара, относятся две сине-зеленые нитчатые

водоросли, способные давать массовые разрастания,— мастигокладус (Mastigocladus laminosus, рис. 41) и формидиум (Phormidium laminosum, рис. 42). Наилучшего развития они достигают при температуре от +45 до +55 °С.

Условия жизни термофильных водорослей отличаются рядом особенностей. Помимо того что температура воды в таких источниках высока, она не подвержена здесь резким колебаниям и даже в зимние месяцы остается выше 0°С, поэтому водоросли вегетируют круглый год. Следовательно, единственное, к чему они должны быть хорошо приспособлены, это к перенесению высокой температуры, что достигается исключительно внутренними физиологическими изменениями в клетках, так как никакими внешними особенностями термофильные водоросли не отличаются. Имеется лишь одно отличие от водорослей холодных вод, которое бросается в глаза,— это сравнительно малые размеры их клеток.

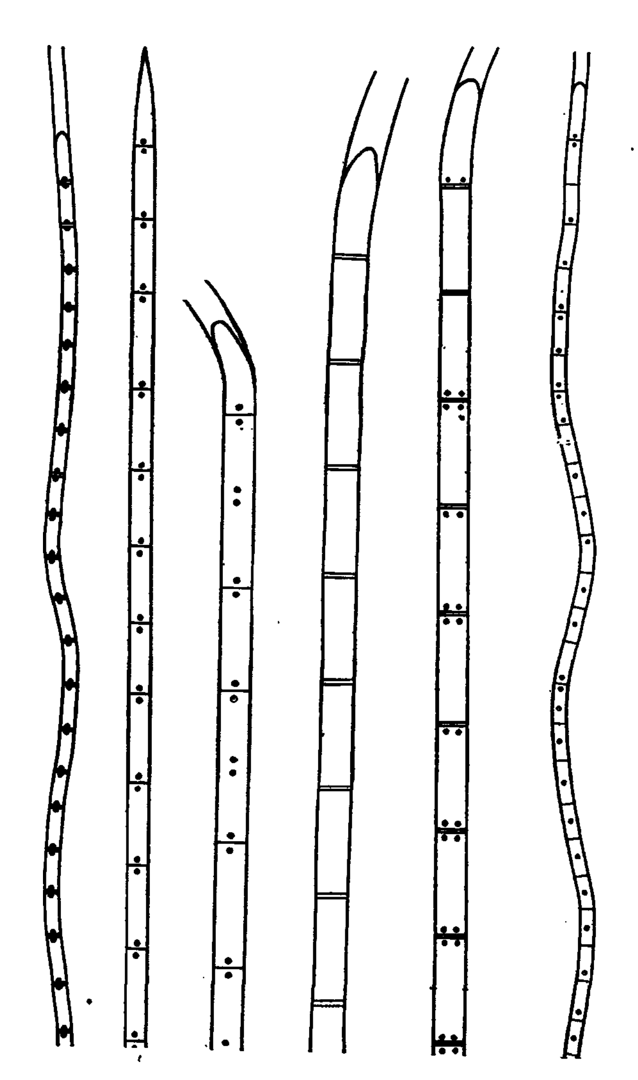


Рис. 42. Сине-зеленые водоросли горячих источников: формидиум (Phormidium laminosum), нити разнообразного строения и размеров.

Наконец, интересной особенностью многих термофильных водорослей является их способность к выделению из воды известковых и кремнистых отложений, о чем будет рассказано отдельно.

ВОДОРОСЛИ СНЕГА И ЛЬДА

Прямую противоположность теплолюбивым (термофильным) водорослям составляет группировка развивающихся на поверхности снега и льда холодолюбивых, или криофильных, водорослей. В этих, казалось бы, крайне неблагоприятных условиях могут жить многие водоросли, причем они размножаются здесь столь интенсивно, что своей массой явственно окрашивают поверхность снега и льда. Наибольшую известность с давних пор получило явление так называемого «красного снега».

Красный снег встречается во многих местах земного шара, преимущественно в высокогорных областях по склонам гор. В пределах СССР он представляет довольно обычное явление на Кавказе, Северном Урале, широко распространен в зоне вечных снегов Камчатки, его находили также в Сибири (на Алданском хребте) и в Арктике у подошвы снеговых гор в юго-западной части Новой Земли, во многих местах на Земле Франца-Иосифа, в Карском море и т. д. В зависимости от степени развития водорослей, вызывающих эту окраску, интенсивность красного цвета снега может меняться от бледно-розового до кровяно-красного и темно-малинового. Нередко красный снег покрывает огромные пространства. Так, например, в горах Карачая, на перевале Басса на высоте около 3000 *м* над уровнем моря, в 1929 г. было найдено на снегу красное поле площадью в несколько квадратных километров. Толщина окрашенного слоя снега измерялась несколькими сантиметрами.

Главным организмом, вызывающим окраску снега, является один из видов хламидомонады, названный хламидомонадой снежной (Chlamydomonas nivalis). Бóльшую часть времени эта водоросль находится в состоянии неподвижных шаровидных клеточек, густозаполненных красным пигментом гематохромом, но при оттаивании верхних слоев снега она начинает очень быстро размножаться, образуя неподвижные мелкие клетки и типичные подвижные хламидомонады (рис. 43, *1—9*).

Известно много других случаев, когда водоросли вызывают «цветение» снега. Окраска снега при этом может быть зеленой, желтой, голубой, бурой и даже черной — в зависимости

от преобладания в нем тех или иных видов снежных водорослей и других организмов. Так, например, на Кавказе в окрашенном снеге было обнаружено 55 видов водорослей, из которых 18 видов относились к зеленым, 10 — к сине-зеленым, 26 — к диатомовым, а 1 вид даже к багрянкам. Все же чаще других встречается зеленое «цветение» снега, вызываемое различными видами зеленых водорослей. В частности, в Йеллоустонском парке в США основным организмом зеленого снега была также хламидомонада, но, в отличие от вышеописанной, лишенная красного пигмента гематохрома. В Карском море наблюдали зеленый снег, вызванный развитием нитчатой водоросли рафидонемы (Rhaphidonema nivale, рис. 43, *10*). Нередко такую окраску определяют и десмидиевые водоросли. Коричневую окраску снега вызывают обычно диатомовые, но в Гренландии известен случай, когда она была обусловлена массовым развитием десмидиевой водоросли анцилонемы (Ancylonema nordenskiöldii, рис. 43, *11*), и т. д. В общей сложности в настоящее время обнаружено уже свыше 100 видов таких «снежных» водорослей.

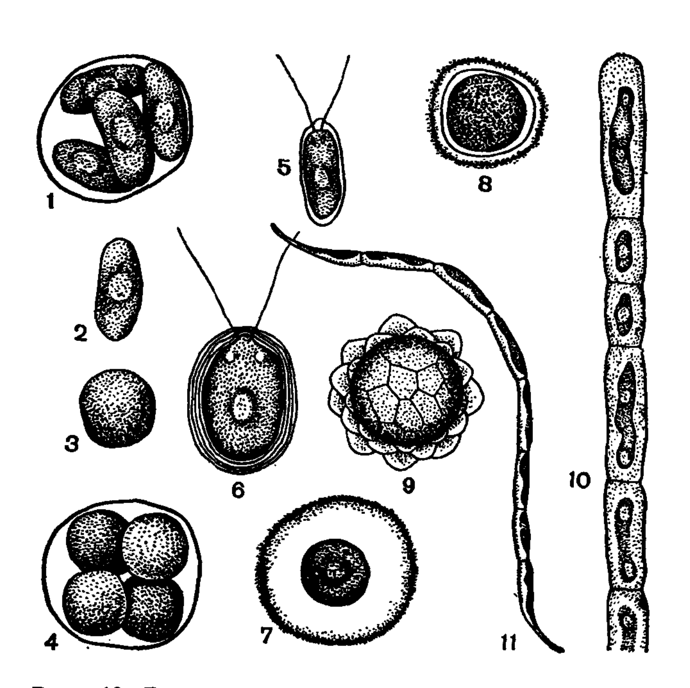


Рис. 43. Водоросли, вызывающие «цветение» снега:

1—9 — хламидомонада снежная (Chlamydomonas nivalis), вызывающая красную окраску снега; *10* — рафидонема снежная (Rhaphidonema nivale), вызывающая зеленую окраску снега; *11* — анцилонема Норденшельда (Ancylonema nordenskioeldii), вызывающая коричневую окраску снега и льда.

Не менее интенсивное развитие водорослей наблюдается и во льдах арктических и антарктических бассейнов. Это — подлинная стихия диатомей, размножающихся здесь в огромных количествах и окрашивающих лед в грязно-бурый или желто-коричневый цвет на таких больших пространствах, что в некоторых местах в летнее время лишь изредка удается встретить чисто-белую поверхность ледяных полей. Однако такое «цветение» льда, как показали исследования, в отличие от «цветения» снега, происходит главным образом за счет массового развития водорослей не на поверхности льда, а на нижних частях его — в углублениях и на выступах, погруженных в морскую воду. В этих условиях слизистые скопления диатомей достигали таких размеров, что с льдины размером 10—15 *м*³ снимали до 10—15 *кг* сырой биомассы их.

Интенсивное развитие диатомей продолжается в Арктике в течение всего светлого периода, а с наступлением зимы, когда лед снизу начинает нарастать, водоросли, естественно, вмерзают в его толщу. Далее, по мере летнего стаивания льда с поверхности вмерзшие диатомеи вместе с детритом выходят на поверхность льдов, где и дают те бурые пленки, которые так часто можно наблюдать на льдах полярных бассейнов. Однако здесь, в лужах опресненной воды, водоросли уже не могут размножаться и постепенно отмирают. И все же эти темные пленки имеют важное значение: они, как и все темные предметы, поглощают больше тепловых лучей, чем окружающая их белая поверхность, лед под ними тает быстрее, и в итоге образуются глубокие ямки с толстым слоем диатомей на дне. Ямки могут протаивать и до конца, превращаясь в каналы, насквозь пронизывающие лед. «Ледовых» диатомей в арктических и антарктических морях обнаружено уже около 80 видов.

Все эти водоросли приспособлены к жизни в крайне неблагоприятных условиях низких температур. Находясь в поверхностных слоях снега и льда, они подвергаются очень сильному охлаждению в зимние стужи, когда температура воздуха опускается на несколько десятков градусов ниже нуля, а в летнее время живут и размножаются в талой воде, т. е. при температуре около 0 °С. И если снежная хламидомонада имеет стадию покоя в виде округлых толстостенных клеток, то многие другие водоросли, в том числе и диатомеи, лишены каких-либо специальных приспособлений для перенесения столь низких температур.

Водоросли снега и льда составляют подавляющее большинство организмов, поселяющихся на замерзших субстратах. Такие субстраты получили общее название криобиотопов (греч. «криос»— холод, «топос»— место), их поселенцы — криобионтов, а отрасль науки, занимающаяся изучением этих организмов,— криобиологии. По современным данным, общее число водорослей, обнаруженных на криобиотопах во всем мире, достигает 350, но истинных крио-

бионтов, могущих активно вегетировать только в этих условиях, значительно меньше — немногим более 100 видов. Из них подавляющее большинство относится к зеленым водорослям (около 100 видов); несколькими видами представлены сине-зеленые, желто-зеленые, золотистые, пирофитовые и диатомовые водоросли. Все же остальные найденные здесь водоросли расцениваются либо как просто холодолюбивые формы (среди них наиболее многочисленны диатомовые и сине-зеленые), либо как случайные спутники, попавшие на снег и лед из соседних биотопов.

ВОДОРОСЛИ СОЛЕНЫХ ВОДОЕМОВ

К числу факторов, создающих особые условия для жизни водорослей, относится также повышенное содержание в воде солей, свойственное некоторым связанным с морем и континентальным водоемам. По составу населяющих их водорослей особенно интересны последние.

Соленые континентальные водоемы, в частности озера, весьма многочисленны на территории СССР. Только в пределах Астраханской области насчитывалось до 700 соленых озер. Происхождение их вполне понятно. Любое озеро, если только оно не проточное, замкнутое, т. е. не имеет стока, рано или поздно должно стать соленым благодаря испарению воды, особенно если оно расположено в засушливых районах и на сильно соленосных породах. Степень солености таких водоемов может быть весьма значительной, вплоть до выпадения солей из насыщенного раствора. Так, например, в озерах с преобладанием поваренной соли содержание солей доходит до 285 *г* на литр воды, а при преобладании глауберовой соли — до 347 *г* на литр воды. И все-таки даже в таких условиях живут водоросли. Правда, количество видов водорослей по мере увеличения солености убывает, и очень высокую соленость переносят только немногие из них, но в целом солевыносливых форм немало.

Из зеленых водорослей в водоемах с большой концентрацией солей (до 285 *г* на литр) широко распространена и чрезвычайно характерна дюналиелла, получившая соответствующее видовое название «солевая» (Dunaliella salina, табл. 29, *1—5*). Это — микроскопическая одноклеточная подвижная водоросль из порядка вольвоксовых. По строению дюналиелла близка к хламидомонадам, но отличается от них большой примитивностью. Тело дюналиеллы грушевидной или яйцевидной формы, заостренное на переднем конце, где располагаются два жгута. Явственной, отделимой от протопласта оболочки нет — только наружная уплотненная пленка. Содержимое клетки такое же, как у хламидомонад; кроме того, имеется еще красный пигмент гематохром, маскирующий зеленый цвет хлоропласта. При массовом размножении, когда клетки дюналиеллы отмирают, ее пигменты сообщают солевому раствору (рапе) и выпадающей из него соли в пересолоненных водоемах характерную окраску — от розовой до красной. Эта своеобразная окраска рапы и соли в соленых озерах давно обращала на себя внимание исследователей. Определить ее причину долго не могли, но в настоящее время можно считать твердо установленным, что ее вызывает дюналиелла. Интересно, что эта водоросль придает рапе также характерный запах фиалок.

Из сине-зеленых водорослей большой интерес представляет хлороглея сарциноидная (Chlorogloea sarcinoides, рис. 44), в огромном количестве развивающаяся в некоторых соленых озерах с высокой концентрацией солей, в частности в Мойнакском озере у Евпатории. Здесь она разрастается на подводной гряде известняков, образуя сплошной слой толщиной до 2 *см*. По мере нарастания сверху отдельные участки этого слоя отрываются волнами и перегоняются ветром по всему озеру. При этом они продолжают расти, а затем волны выбрасывают их на берег, образуя мощные подводные и береговые валы синевато-зеленого цвета. Эти залежи, состоящие из массы слизистых крупинок разной величины, местное население называет «кашкой». При рассматривании под микроскопом крупинки хлороглеи оказываются колониями своеобразного строения, состоящими как бы из множества слизистых пакетов (сарцин), содержащих многочисленные правильно расположенные клетки.

Приспособившись к столь необычным условиям существования, эти водоросли играют очень большую роль в жизни соленых водоемов. Сочетание органической массы, образуемой водорослями, и большого количества растворенных в воде солей обусловливает ряд своеобразных биохимических процессов, свойственных этим водоемам. В частности, хлороглея и ряд других водорослей, тоже размножающихся в массовом количестве, участвуют в некоторых озерах (например, в Мойнакском) в процессе образования лечебных грязей.

СВЕРЛЯЩИЕ И ТУФООБРАЗУЮЩИЕ ВОДОРОСЛИ

Отдельного рассмотрения заслуживают чрезвычайно интересные и своеобразные водоросли, обладающие способностью внедряться в субстрат или отлагать его вокруг себя. И в том и в другом случае жизнь этих водорослей свя-

зана с известью. Они встречаются как в субстратах, погруженных в воду, т. е. относятся собственно к бентосу, так и вне воды, включаясь тем самым в группировку наземных водорослей, но в обоих случаях отличаются своеобразным «активным» отношением к субстрату.

Водоросли, внедряющиеся внутрь известкового субстрата, получили название «сверлящих». Сверлящие водоросли по количеству видов немногочисленны. Так, например, в пресных и соленых водоемах СССР их обнаружено всего 18, из них 12 зеленых и 6 сине-зеленых (рис. 45, *1*, *2*). Однако распространены они чрезвычайно широко, начиная с многочисленных на земном шаре известковых скал и кончая камнями, известковыми раковинами многочисленных животных, кораллами, пропитанными известью крупными водорослями и т. д., в пресных и морских водах, у поверхности воды и на глубине свыше 20 *м*, от холодных морей севера до вечно теплых морей тропиков.

Все сверлящие водоросли — микроскопические организмы. Основная их особенность состоит в том, что, поселившись сначала на поверхности известкового субстрата, они постепенно внедряются в глубь его, где и разрастаются. Глубина проникновения их может быть весьма значительной, до 10 *мм* и более. Что же позволяет им туда проникать?

В процессе жизнедеятельности сверлящие водоросли выделяют органические кислоты, которые растворяют находящуюся под ними известь. Сначала получается небольшая ямка, которая постепенно все больше и больше углубляется, до тех пор пока водоросль целиком не погружается в субстрат. Однако процесс на этом не прекращается, и водоросль проникает все дальше в глубь субстрата. В результате некоторый слой известковой породы (а тонкие раковины животных часто и насквозь) оказывается пронизанным многочисленными каналами. Иными словами, сверлящие водоросли разрушают известковый субстрат, в котором они поселяются.

Прямо противоположный процесс — процесс созидания известковых пород — осуществляют водоросли, способные выделять известь. Они встречаются в воде и в наземных местообитаниях, в морях и пресных водоемах, в холодных и горячих водах (рис. 45, *3*, *4*).

Количество выделяемой водорослями извести различно. Некоторые формы выделяют очень небольшое количество углекислого кальция, который в виде мелких кристаллов располагается между особями или образует футляры вокруг клеток и нитей. Другие водоросли выделяют известь настолько обильно, что оказываются совершенно погруженными, как бы замкнутыми в нее, и тогда они отмирают, сохра-

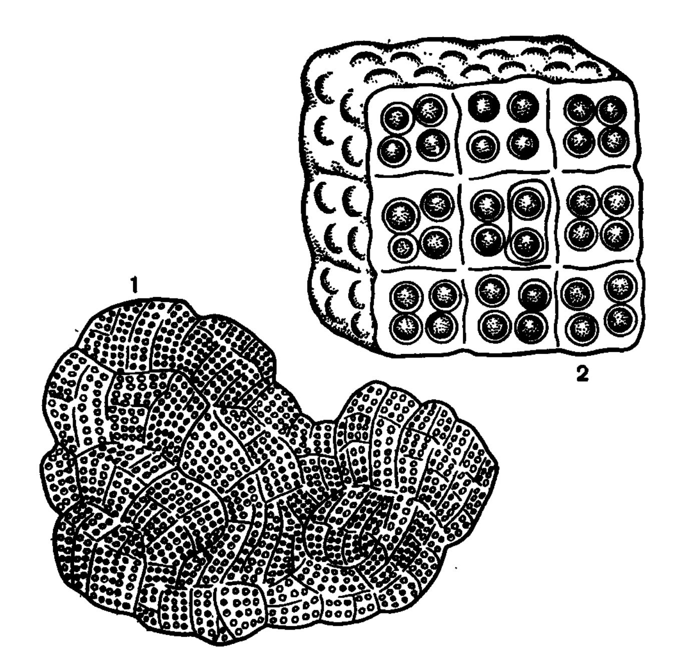


Рис. 44. Сине-зеленая водоросль соленых водоемов — хлороглея сарциноидная (Chlorogloea sarcinoides):

1 — общий вид колонии при небольшом увеличении; *2* — участок колонии с характерным расположением клеток.

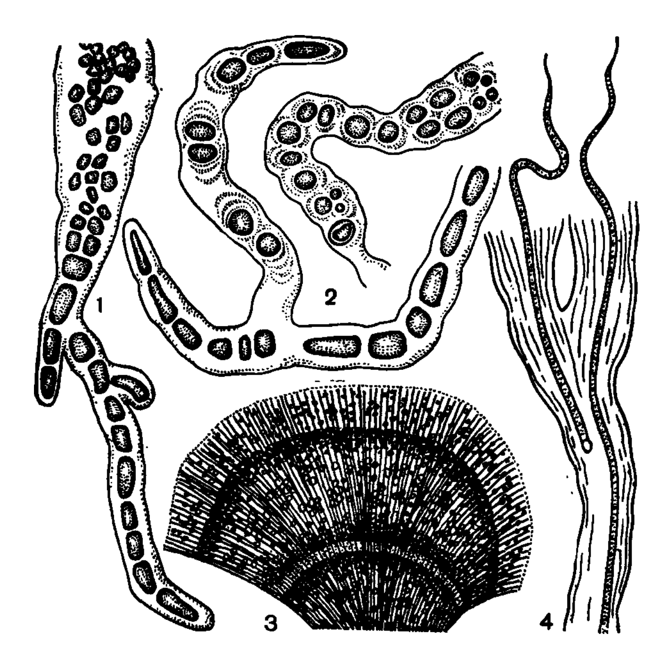


Рис. 45. Сверлящие (*1*, *2*) и туфообразующие (*3*, *4*) сине-зеленые водоросли:

1 — гиелла (Hyella caespitosa), отдельная нить; *2* — мастигоколеус (Mastigocoleus testarum), две нити; *3*, *4* — ривулярия (Rivularia haematites) (*3* — поперечный разрез при небольшом увеличении через молодую известковую колонию, образовавшую три слоя, из которых с живыми нитями только верхний; *4* — нить из верхнего слоя колонии).

няясь живыми лишь в самых поверхностных слоях тех подчас очень мощных отложений, которые они образуют. Так, например, происходит образование известковых туфов в горячих источниках.

Источником извести для водорослей может быть только окружающая их вода. В пресной воде наряду с другими солями всегда имеется некоторое количество растворимого бикарбоната кальция, особенно много его в так называемых жестких водах. Водоросли используют бикарбонат кальция в качестве источника углерода, отщепляя от него углекислоту, в результате чего выпадает нерастворимый карбонат (известь) и выделяется вода согласно формуле

$$\underset{\text{бикарбонат кальция (растворимый)}}{Ca(HCO_3)_2} = CO_2 + H_2O + \underset{\text{карбонат кальция (нерастворимый)}}{CaCO_3}$$

В морской воде процесс идет несколько сложнее, и основным источником кальция для известковых водорослей здесь служит сернокислый кальций, который они превращают в углекальциевую соль.

Пребывание водорослей внутри известкового субстрата не всегда благоприятно отражается на их жизнеспособности. У мощных туфообразователей, как уже было сказано, окончательно погрузившиеся в известь особи обычно отмирают, так как оказываются совершенно изолированными от окружающей среды. Однако при достаточно интенсивном размножении эти водоросли сохраняются живыми в поверхностных слоях отложений, где еще возможен обмен веществ. Другое дело — сверлящие водоросли. Проникая внутрь субстрата, они сохраняют связь с наружной средой через те каналы, которые они образовали. В этом сверлящие водоросли уподобляются хазмолитическим водорослям, населяющим трещины скал. Поэтому здесь погружение в субстрат можно рассматривать как такое приспособление водоросли, которое дает ей преимущества в борьбе за существование. Занимая столь необычайное местообитание, сверлящие водоросли избавлены от конкуренции из-за места с другими, так сказать, нормальными формами; кроме того, внутри субстрата они менее подвержены влиянию неблагоприятных внешних воздействий.

СОЖИТЕЛЬСТВО ВОДОРОСЛЕЙ С ДРУГИМИ ОРГАНИЗМАМИ

Симбиоз, или сожительство двух организмов,— одно из интереснейших и до сих пор еще во многом загадочных явлений в биологии, хотя изучение этого вопроса имеет уже почти столетнюю историю. Явление симбиоза впервые было обнаружено швейцарским ученым Швенденером в 1877 г. при изучении лишайников, которые, как выяснилось, представляют собой комплексные организмы, состоящие из водоросли и гриба. Термин «симбиоз» появился в научной литературе позднее. Он был предложен в 1879 г. Де Бари.

В ряду симбиозов не последнее место занимают симбиозы с участием водорослей. Водоросли способны вступать в симбиотические отношения не только друг с другом, но и с представителями различных систематических групп организмов как животного, так и растительного царства (бактериями, одноклеточными и многоклеточными животными, грибами, мхами, папоротниками, голосеменными и покрытосеменными растениями). Однако список таких водорослей весьма ограничен. Из обширнейшей группы сине-зеленых водорослей симбиоз с грибами (лишайниковый симбиоз) способны устанавливать представители не более 5—7 родов, из которых чаще других встречаются носток (Nostoc), глеокапса (Gloeocapsa), сцитонема (Scytonema) и стигонема (Stigonema).

Анализ различных симбиозов вскрыл чрезвычайно многообразный характер взаимоотношений между партнерами, разную степень их влияния друг на друга. Одним из простейших случаев является поселение одних организмов на поверхности других.

Как известно, растения, обитающие на других организмах, но питающиеся самостоятельно, называют эпифитами. К эпифитам относится и большая группа водорослей. Особенно часто водоросли эпифитируют на подводных растениях и водоплавающих животных, иногда покрывая их плотным налетом (рис. 46). При эпифитировании между участниками устанавливаются очень непрочные и кратковременные взаимосвязи, которые, однако, уже можно рассматривать как симбиотические. Поскольку эпифитирующая водоросль и хозяин оказывают друг на друга довольно слабое влияние, эпифитизм у водорослей принято считать наиболее примитивной формой симбиоза. Его относят даже к разряду «безразличных». С подобным утверждением полностью согласиться трудно. Эпифиты действительно не причиняют прямого вреда организму, к которому прикрепляются, но косвенный ущерб при этом все же наносится. Хорошо известно, например, что обрастающие водорослями ножки водоплавающих клещиков, паучков и жучков становятся менее подвиж-

ными, а растения сильно затеняются расселившимися на них эпифитами и попадают в условия, неблагоприятные для фотосинтеза. С явлением обрастания нередко приходится сталкиваться при разведении аквариумных растений, которые могут сильно угнетаться обитающими на них водорослями.

К сожалению, явление эпифитизма с биологической точки зрения изучено крайне слабо. Не исключено, что между эпифитом и его хозяином устанавливаются взаимоотношения гораздо более сложные, чем мы обычно себе представляем.

Помимо поверхностного прикрепления, водоросли могут жить в тканях других организмов — как внеклеточно (в слизи, межклетниках, редко в оболочках мертвых клеток — рис. 47), так и внутриклеточно (в содержимом живых неповрежденных клеток — рис. 48). Такие водоросли по способу обитания относят к группе растений эндофитов.

Внеклеточные и особенно внутриклеточные эндофиты из числа водорослей по сравнению с эпифитами образуют более сложные симбиозы — эндосимбиозы. Для них характерно наличие более или менее тесных, постоянных и прочных связей между партнерами. Эндосимбиозы можно выявить только с помощью специальных цитологических исследований.

Наиболее многочисленную группу составляют эндосимбиозы одноклеточных зеленых и желто-зеленых водорослей с одноклеточными животными (рис. 48, *1*). Эти водоросли носят названия соответственно зоохлорелл и зооксантелл. Из многоклеточных животных зеленые и желто-зеленые водоросли образуют эндосимбиозы с пресноводными губками, гидрами и др. (рис. 48, *2*). Сине-зеленые водоросли образуют с протозоа и некоторыми другими организмами своеобразную группу эндосимбиозов, получивших название синцианозов; возникающий при этом морфологический комплекс из двух организмов называют цианомом, а сине-зеленые водоросли в нем — цианеллами (рис. 48, *3*).

Сопоставление между собой различных эндосимбиозов позволяет наметить последовательные ступени усложнения морфологического и функционального соподчинения партнеров. Так, некоторые эндосимбиозы существуют очень непродолжительное время, а затем распадаются, что является свидетельством их примитивности. Примером этого может служить слизистая колониальная сине-зеленая водоросль воронихиния (Woronichinia naegeliana). Почти в 50% случаев в слизи, окружающей шаровидные колонии этой водоросли, живут другие сине-зеленые водоросли (Lyngbya endophytica и Synechocystis endobiotica — рис. 47, *1*). Они интенсивно размножаются там, хотя имеют чрезвычайно бледную, едва заметную окраску. Это, вероятно, обусловлено появлением у них способности утилизировать уже готовые органические соединения, которые в изобилии образуются при распаде слизи.

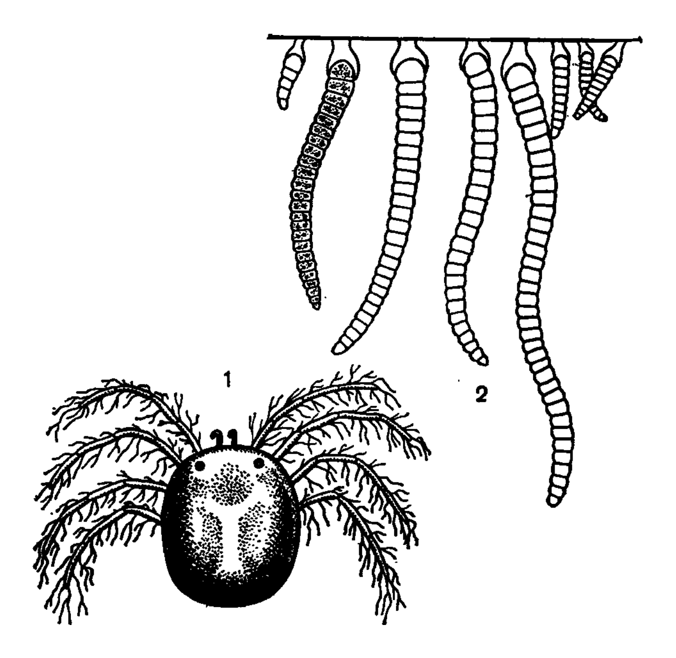


Рис. 46. Эпифитизм сине-зеленой водоросли Sokolovia neumaniae на ножках водяного клещика Neumania triangularis:

1 — клещик с конечностями, густо покрытыми эпифитирующей водорослью в виде тонких волосков; *2* — окончание щетинки на ножке клещика с нитями водоросли.

Со временем интенсивное разрастание водорослей в слизи воронихинии приводит сначала к подавлению клеток, а затем к дезорганизации и гибели всей колонии, а следовательно, и симбиоза в целом.

Возникает вопрос: как проникают водоросли в ткани и клетки других организмов? У некоторых организмов имеются для этого специальные приспособления. Так, у мелкого, плавающего в воде папоротника азоллы (Azolla) на нижней стороне листьев располагаются особые полости с узкими выводными отверстиями, через которые выделяется наружу слизь. В этих полостях, независимо от того, в какой географической точке земного шара растет азолла (в Америке, Азии, Африке или Австралии), поселяются колонии строго определенного вида сине-зеленой водоросли — анабены (Anabaena azollae). Со временем полости закрываются и наступает полная изоляция попавших туда водорослей. Попытки заражения азоллы представителями других родов и даже видов сине-зеленых водорослей успеха не имели. Это свидетельствует о том, что в процессе возникнове-

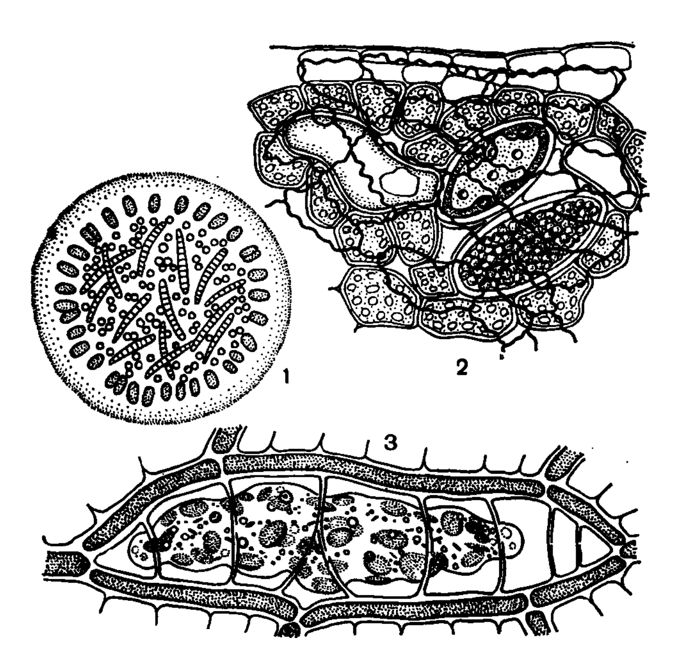


Рис. 47. Внеклеточный симбиоз:

1 — поперечный разрез шаровидной колонии сине-зеленой водоросли воронихинии (ее крупные клетки располагаются периферическим слоем), в слизи которой поселяются другие сине-зеленые водоросли — синехоцистис (Synechocystis endobiotica — мелкие клетки) и лингбия (Lyngbya endophytica — короткие нити); *2* — ткань ряски, в межклетниках которой поселяется зеленая водоросль хлорохитриум (Chlorochytrium lemnae — крупные овальные клетки с толстыми оболочками); *3* — плазмодий желто-зеленой водоросли миксохлорис (Myxochloris sphagnicola) в мертвой водоносной клетке сфагнума.

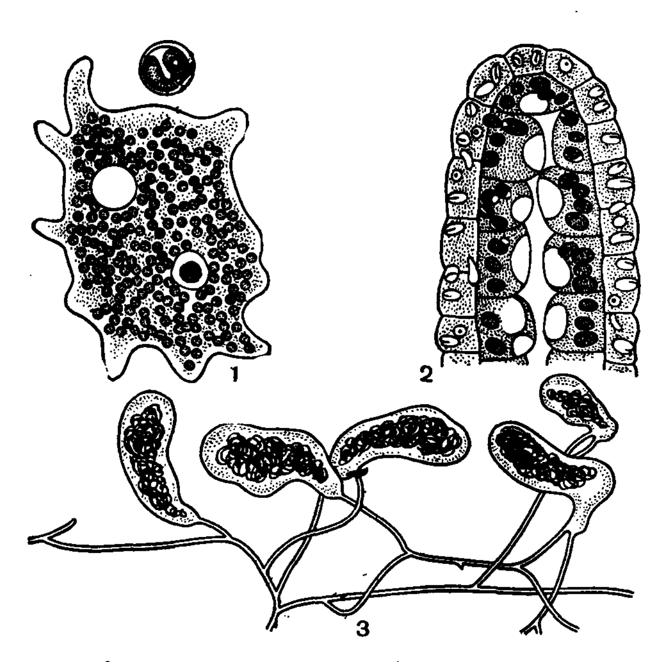


Рис. 48. Внутриклеточный симбиоз:

1 — амеба с клеточками зеленой водоросли зоохлореллы внутри, вверху — отдельная клетка зоохлореллы при большом увеличении; *2* — продольный разрез через конец щупальца пресноводной зеленой гидры (Hydra viridis) с клетками зоохлореллы (темные тельца) в клетках внутреннего слоя гидры; *3* — часть таллома обесцветившейся зеленой водоросли геосифон (Geosiphon); разветвленные нити заканчиваются крупными пузырями, в протоплазме которых живет сине-зеленая водоросль носток.

ния данного симбиоза между участниками устанавливается довольно специфическая физиологическая взаимозависимость. Этот вывод подтверждается еще и тем, что вырабатываемые азоллой азотистые соединения полностью усваиваются эндосимбиотирующими здесь экземплярами анабены, вследствие чего у них отпадает свойственная свободноживущим представителям этой сине-зеленой водоросли функция фиксации атмосферного азота. В свою очередь, анабена дополнительно снабжает ткани хозяина кислородом и другими продуктами своей жизнедеятельности.

Несмотря на существующую у этих симбионтов специализацию физиологических процессов, ни один из них не претерпевает сколько-нибудь существенных изменений в своей организации.

Однако так обстоит дело далеко не у всех эндосимбиозов подобного типа. Эндосимбиотический образ жизни водорослей чаще всего приводит к частичной или полной редукции их клеточных оболочек. Например, у живущих в тканях морской губки аплизиллы (Aplysilla) особей сине-зеленой водоросли из рода афанокапса (Aphanocapsa) редукция клеточной оболочки выражается в уменьшении ее толщины. За счет этого снижаются защитные свойства оболочки, но повышается ее проницаемость. Последнее качество, несомненно, улучшает условия транспорта веществ между клетками губки и эндосимбиотирующей там водоросли.

Эндосимбиозы, относящиеся к разряду в н е к л е т о ч н ы х, образуют уже довольно устойчивые функциональные и морфологические комплексы. Эта тенденция еще более усиливается у в н у т р и к л е т о ч н ы х э н д о с и м б и о з о в. Механизм проникновения водорослей внутрь клеток других организмов без их повреждения и нарушения нормальной жизнедеятельности остается пока нераскрытым. Отчасти предпосылки для возникновения внутриклеточных эндосимбиозов могут быть заложены в сохранении у клеток некоторых организмов голозойного типа питания. Из всех известных типов питания голозойный тип считается одним из наиболее древних.

У организмов с голозойным типом питания захватываемая добыча, в числе которой оказываются и водоросли, поступает непосредственно внутрь клетки и там переваривается. Однако отдельным захваченным особям, вероятно, в силу стечения благоприятных обстоятельств иногда удается не только сохраниться внутри клеток хозяина в неповрежденном виде, но и выработать приспособления к новым, необычным условиям жизни и начать там размножаться. В результате между организмами устанавливаются отношения нового типа — симбиоти-

ческие. Вероятно, именно так проникают экземпляры подвижной одноклеточной водоросли эвглены (Euglena gracilis) в эпителиальные клетки задней кишки личинок некоторых видов стрекоз. Клетки эвглены остаются там зелеными на протяжении всего периода совместной жизни. Они, правда, теряют подвижность, но при этом никогда не инцистируются. Очевидно, таким же способом особи одноклеточной зеленой водоросли картерии (Carteria) поселяются в эпидермальных клетках ресничного червя конволюта (Convoluta roscoffensis). Как выяснилось, клетки картерии под влиянием симбиотического образа жизни хотя и претерпевают весьма существенные изменения (полностью редуцируется оболочка, и клетки оказываются окруженными только тонкой плазматической мембраной — плазмалеммой, исчезает стигма, упрощается внутренняя организация жгутиков), но не прекращают фотосинтезировать. В свою очередь, червь приобретает способность питаться за счет продуктов жизнедеятельности водоросли, которые вырабатываются в процессе фотосинтеза. В частности, он может жить в течение 4—5 недель, не получая никакой пищи извне. Однако, когда процесс фотосинтеза прекращается (например, если опыт проводить в темноте), гибнут и водоросль, и червь. Более того, личинки червя, лишенные клеток водоросли, не в состоянии вести самостоятельное существование. Искусственное их заражение водорослями не удается.

Внутриклеточные эндосимбиозы, несомненно, легче устанавливаются с теми организмами, клетки которых не имеют жесткой оболочки на протяжении всего жизненного цикла или по крайней мере на одной из его стадий. Проникновение симбионта внутрь клеток с жесткими оболочками возможно только при условии их частичного или полного разрушения. Последнее может наступить под действием специфических энзимов, вырабатываемых организмом, вступающим в симбиотические отношения. Наблюдаемая в ряде случаев строгая специализация вступающих в симбиоз организмов, вероятно, объясняется именно этим обстоятельством. К сожалению, все попытки обнаружить хотя бы следы подобного рода энзимов пока успехом не увенчались.

Одни внутриклеточные эндосимбиозы, как это происходит у личинок стрекоз, периодически распадаются и вновь возобновляются; другие — непрерывно поддерживаются из поколения в поколение, так как в этих случаях между участниками устанавливаются прочные и продолжительные связи. Последняя группа эндосимбиозов, очевидно, могла возникнуть вследствие утраты той фазы в жизненном цикле организма-хозяина, которая была благоприятна для проникновения симбионта в его клетки. С этого момента, по-видимому, и начинается тесная совместная жизнь двух организмов. В таких случаях переход к симбиотическому способу существования неизбежно сопровождается рядом адаптационных изменений у обоих организмов. Иногда эти изменения морфологически незначительны и симбионт можно узнать (например, носток у геосифона, рис. 48, *3*), а иногда они настолько существенны, что симбиотирующие водоросли невозможно идентифицировать ни с одной из свободноживущих водорослей.

Так, в вакуолях одного из видов ресничной инфузории парамеции (Paramecium bursaria) неизменно присутствует одноклеточная зеленая водоросль. По морфологии и особенностям поведения ее можно лишь условно отнести к протококковой водоросли из рода хлорелла (Chlorella). Установлено, что клетки водоросли делятся независимо от деления парамеции. Каждая из вновь образующихся дочерних клеток (автоспор) водоросли немедленно заключается в особую вакуолю и в таком виде в дальнейшем распределяется между дочерними особями инфузории.

В ряде случаев между симбионтами складываются настолько тесные взаимозависимые отношения, что вне симбиоза они жить уже не могут. Очевидно, они необратимо утрачивают способность самостоятельно вырабатывать целый ряд веществ, которые в готовом виде поступают от симбиотирующих с ними водорослей. Реальность подобного предположения полностью подтвердилась в опытах с гидрой, которая, оказывается, в нужном количестве получает мальтозу из клетки симбиотирующей там зеленой водоросли, систематическую принадлежность которой точно установить так и не удалось.

Иногда нераспадающиеся эндосимбиозы приводят к образованию такого комплекса, симбиотическая природа которого выявляется с большим трудом. Так случилось с двумя водорослями — цианофорой и глаукоцистисом.

В 1924 г. была описана новая для науки водоросль, названная цианофорой парадоксальной (Cyanophora paradoxa, табл. 5, *7*). Позднее детальное изучение этого организма показало, что цианофора представляет собой симбиоз бесцветной одноклеточной водоросли криптомонады (отдел Pyrrophyta) и поселяющейся в ней внутриклеточно сине-зеленой водоросли (цианеллы) из рода хроококкус (Chroococcus, отдел Cyanophyta). Клетки последней под влиянием симбиотического образа жизни настолько сильно видоизменяются, что теряют свой типичный облик. Это выражается главным образом в сильной редукции клеточной оболочки.

Она уменьшается не только по толщине, но и по числу входящих в ее состав слоев: вместо четырехслойной, обычно характерной для свободноживущих сине-зеленых водорослей, она становится двухслойной.

Еще большим преобразованиям подвергаются цианеллы, входящие в состав глаукоцистиса (Glaucocystis nostochinearum) — очень своеобразной одноклеточной водоросли, описанной в конце прошлого века. Ее систематическое положение долгое время не удавалось точно определить. На основании сине-зеленой окраски ее сначала отнесли к отделу Cyanophyta. В дальнейшем выявление целого ряда признаков, абсолютно несвойственных сине-зеленым водорослям (наличие морфологически оформленного ядра, окрашенных телец, размножение посредством автоспор), позволили отнести этот организм к зеленым водорослям (отдел Chlorophyta). Только в 30-е годы текущего столетия было наконец установлено, что глаукоцистис представляет собой крайне своеобразную форму эндосимбиоза обесцветившейся одноклеточной водоросли, близкой к роду ооцистис (Oocystis), и палочковидной сине-зеленой водоросли, которая претерпела здесь такие сильные преобразования, что установить точно ее систематическую принадлежность не представляется возможным. В равной степени это может быть любой модифицированный представитель из ряда родов одноклеточных палочковидных сине-зеленых водорослей. В симбиозах подобного рода глаукоцистис является пока единственным примером установления столь тесных взаимоотношений между партнерами. Сине-зеленые водоросли (цианеллы) располагаются в клетках глаукоцистиса либо упорядоченно в виде двух групп, либо беспорядочно, случайно.

Цианеллы и свободноживущие сине-зеленые водоросли по своей тонкой организации ничем не отличаются друг от друга. Примечательно, что в цианеллах отсутствуют включения запасных питательных веществ, представленных различными метаболическими гранулами. По всей видимости, надобность в этом отпадает, поскольку цианеллы получают необходимые им вещества прямо из клетки хозяина. В то же время цианеллы поставляют в клетки хозяина некоторые продукты, которые вырабатываются ими в процессе фотосинтеза. Об этом свидетельствует присутствие в цитоплазме бесцветных клеток организма-хозяина крахмальных зерен. Явление это весьма необычное, поскольку у всех хлорофиллоносных зеленых растений единственным местом локализации крахмальных зерен является пластида (хлоропласт). В условиях симбиоза его участники достигают, вероятно, максимальной специализации, в силу которой симбиотирующие сине-зеленые водоросли принимают на себя функции хлоропластов, но ими не становятся. В пользу последнего свидетельствует существенная разница в организации цианелл и пластид. У клеток бесцветного симбионта глаукоцистиса утрачивается способность к самостоятельному образованию крахмала, который образуется там, очевидно, при непосредственном участии цианелл.

Изучение с помощью электронного микроскопа цианелл, входящих в состав глаукоцистиса, выявило у них сильную степень редукции клеточной оболочки. Она сохраняется здесь в виде едва заметного контура, который можно обнаружить лишь при условии высокого качества фиксации и обработки материала. Более тщательное исследование цианелл показало, что их окружает лишь тонкая ($100 \pm \pm 10 Å$) мембрана, называемая плазмалеммой. Такая степень редукции клеточного покрова — уникальное явление среди вступающих в симбиоз сине-зеленых водорослей.

Из приведенной характеристики цианелл видно, что они представляют собой не что иное, как клетки сине-зеленых водорослей, лишенных запасных веществ и клеточных оболочек.

Деление цианелл, как и клеток свободноживущих сине-зеленых водорослей, осуществляется путем перетяжки пополам. Оно автономно и не приурочено к периоду размножения клетки-хозяина. В каждую его дочернюю клетку обычно попадает по нескольку цианелл. Таким образом обеспечивается непрерывность симбиоза. В отличие от органелл распределение цианелл между дочерними клетками хозяина носит случайный характер, поэтому их число там сильно варьирует. Не вызывает никакого сомнения, что само деление и характер расхождения цианелл по дочерним клеткам регулируется не хозяином, что было бы вполне естественно, если бы они превратились в органеллы, а самими цианеллами, сохранившими все свойства клеток. Однако даже в условиях такого высокоразвитого симбиоза, примером которого является глаукоцистис, оба партнера все же сохраняют свои индивидуальные черты и автономность. Об этом свидетельствует их способность к раздельному существованию вне клеток хозяина. В специально подобранной питательной среде изолированные симбионты ведут себя как самостоятельные организмы. Они там не только успешно растут и развиваются, но и размножаются.

Среди симбиозов, образованных с участием водорослей, наибольший интерес представляет симбиоз водорослей с грибами, известный под названием л и ш а й н и к о в о г о с и м б и о-

з а. В результате этого симбиоза возникла своеобразная группа растительных организмов, получивших название лишайников. Подробнее с ними можно познакомиться в соответствующем разделе данного тома.

Не вдаваясь здесь в детальное описание лишайникового симбиоза, следует, однако, отметить его своеобразие. В этом симбиозе возникает такое биологическое единство двух организмов, которое приводит к появлению принципиально отличного от них третьего. Вместе с тем каждый партнер сохраняет черты той группы организмов, к которой он относится, и ни у одного из них не появляется тенденции к преобразованию в составную часть другого.

Пока лишайники являют собой единственный строго доказанный случай возникновения одного совершенно нового организма из двух. Этот факт послужил толчком для поиска синтетических форм в самых различных систематических группах растений и животных. Однако все усилия, приложенные в данном направлении, оказались пока безрезультатными. Тем не менее предположение о возможности существования синтетических форм организмов оказалось настолько заманчивым, что в биологии появляется новое течение. В отличие от обычных, прочно утвердившихся взглядов биологов на происхождение организмов как на переход от простого к сложному путем дифференциации, зарождается новое представление о возникновении сложного организма из более простых путем синтеза. Некоторые биологи стали рассматривать растительную клетку не как продукт постепенной дифференциации протопласта, а как симбиотический комплекс, синтезированный из нескольких простых организмов. Эти идеи зародились и получили наиболее полное развитие в трудах наших отечественных ученых.

Впервые предположение о важной роли ф о р м а т и в н о г о с и м б и о з а (т. е. симбиоза, приводящего к образованию новых форм) в эволюции организмов было высказано академиком А. С. Ф а м и н ц и н ы м в 1907 г. Развивая дальше эти мысли, К. С. М е р е ж к о в с к и й в 1909 г. сформулировал гипотезу симбиогенного происхождения организмов и назвал ее «теорией симбиогенезиса». В дальнейшем она получила широкую известность среди биологов. В 20-е годы ее поддержал и развил дальше известный советский ботаник Б. М. К о з о-П о л я н с к и й. В наши дни эти идеи, уже на новом уровне развития биологии, были возрождены американской исследовательницей С а г а н-М а р г у л и с в ее гипотезе происхождения эукариотических клеток. В соответствии с этой гипотезой такие клеточные органеллы, как митохондрии, базальные тела жгутиков и пластиды эукариотических клеток, возникли из симбиотирующих в них прокариотических клеток сине-зеленых водорослей и бактерий. В качестве основного довода приводятся некоторые черты сходства в составе, строении и поведении перечисленных органелл и прокариотов. Бесспорно, эти факты заслуживают самого пристального внимания. Однако они недостаточны для обоснования гипотезы симбиогенеза, поскольку черты сходства, как известно, могут появляться у разных по происхождению структур или организмов и вследствие параллелизма в эволюции. Так, система стигма — жгутик у золотистых, желто-зеленых и бурых водорослей по внешнему виду и функциям очень напоминает палочки сетчатки глаза животных, хотя весь процесс их заложения и ход онтогенетического развития говорят о том, что об общности происхождения этих образований не может быть и речи.

Исследование симбиотических организмов в электронном микроскопе показывает, что даже у такого высокоразвитого симбиоза, как глаукоцистис, партнеры сохраняют свои индивидуальные черты и автономность. Анализ симбиозов водорослей с различными организмами выявляет определенную направленность в развитии отношений между партнерами, главным образом по линии максимальной специализации функций и вызванных этим обстоятельством структурных перестроек при сохранении их как самостоятельных организмов; это идет вразрез с положениями гипотезы симбиогенеза. Все это свидетельствует о том, что в настоящее время гипотеза симбиогенеза находится на той стадии разработки, когда логические построения явно преобладают над фактами.

Безусловно, симбиоз может привести к созданию новых организмов, что подтверждается появлением такой своеобразной растительной группы, как лишайники. Отрицать роль симбиоза в эволюции нельзя. И все же очевидно, что это не единственный и не основной путь образования новых форм жизни. С одной стороны, к такому выводу подводит факт существования именно лишайников, поскольку они образуют крайне специализированную и обособленную группу организмов, представляющих слепую ветвь филогенетического развития. С другой стороны, сейчас накапливается большой фактический материал по тонкой организации клетки. Он дает возможность воссоздать картину вероятного обособления и усложнения организации некоторых клеточных органелл у водорослей. Кстати, именно отсутствие подобного рода фактов в свое время как раз и стимулировало зарождение гипотезы симбиогенеза.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ВОДОРОСЛЕЙ

ОТДЕЛ СИНЕ-ЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ (CYANOPHYTA)

Сине-зеленые водоросли (Cyanophyta), дробянки, точнее, фикохромовые дробянки (Schizophyceae), слизевые водоросли (Myxophyceae) — сколько различных названий получила от исследователей эта группа древнейших автотрофных растений! Страсти не утихли и до сих пор. Немало таких ученых, которые готовы исключить сине-зеленых из числа водорослей, а некоторые — вообще из царства растений. И не так, «с легкой руки», а с полной уверенностью, что они делают это на серьезной научной основе. «Виноваты» в такой судьбе сине-зеленые водоросли сами. Крайне своеобразное строение клеток, колоний и нитей, интересная биология, большой филогенетический возраст — все эти признаки отдельно и вместе взятые дают основу для множества трактовок систематики этой группы организмов.

Нет сомнений в том, что сине-зеленые водоросли — старейшая группа среди автотрофных организмов и среди организмов вообще. Остатки подобных им организмов найдены среди строматолитов (известковые образования с бугорчатой поверхностью и концентрически слоистым внутренним строением из докембрийских отложений), возраст которых составлял около трех миллиардов лет. Химический анализ обнаружил в этих остатках продукты разложения хлорофилла. Второе серьезное доказательство древности сине-зеленых водорослей — строение их клеток. Вместе с бактериями они объединены в одну группу под названием доядерных организмов (Procaryota). Разные систематики по-разному оценивают ранг этой группы — от класса до самостоятельного царства организмов, в зависимости от того, какое значение они придают отдельным признакам или уровню клеточного строения. В систематике сине-зеленых водорослей еще много неясного, большие разногласия возникают на каждом уровне их исследования.

Сине-зеленые водоросли встречаются во всевозможных и почти невозможных для существования местообитаниях, по всем континентам и водоемам Земли.

Строение клеток. По форме вегетативных клеток сине-зеленые водоросли можно разделить на две основные группы: 1) виды с более или менее шаровидными клетками (шаровидные, широкоэллипсоидные, груше- и яйцевидные); 2) виды с клетками, сильно вытянутыми (или сжатыми) в одном направлении (удлиненно-эллипсоидные, веретеновидные, цилиндрические — от короткоцилиндрических и бочонковидных до удлиненно-цилиндрических). Клетки живут отдельно, а иногда соединяются в колонии или образуют нити (последние также могут жить отдельно или образовывать дерновинки или студенистые колонии).

Клетки имеют довольно толстые стенки. В сущности, протопласт окружен здесь четырьмя оболочковыми слоями: двухслойная клеточная оболочка покрыта сверху внешней волнистой мембраной, а между протопластом и оболочкой находится еще и внутренняя клеточная мембрана. В образовании поперечной перегородки между клетками в нитях участвуют только внутренний слой оболочки и внутренняя мембрана; внешняя мембрана и внешний слой оболочки туда не заходят.

Строение клеточной стенки и другие микроструктуры клеток сине-зеленых водорослей изучали с помощью электронного микроскопа (рис. 49).

В клеточной оболочке хотя и содержится целлюлоза, но основную роль играют пектиновые вещества и слизевые полисахариды. У одних видов клеточные оболочки хорошо ослизняются и содержат даже пигменты; у других вокруг клеток образуется специальный слизистый чехол, иногда самостоятельный вокруг каждой клетки, но чаще сливающийся в общий чехол, окружающий группу или весь ряд клеток, называемый у нитчатых форм специальным термином — т р и х о м. У многих сине-зеленых водорослей трихомы окружены настоящими чехлами — влагалищами. Как клеточные, так и настоящие чехлы состоят из тонких переплетающихся волокон. Они могут быть гомогенными или слоистыми: слоистость у нитей с обособленными основаниями и верхушкой бывает параллельной или косой, иногда даже воронкообразной. Настоящие чехлы растут путем наложения новых слоев слизи друг на друга или внедрения новых слоев между старыми. У некоторых ностоковых (Nostoc, Anabaena) клеточные чехлы образуются путем выделения слизи через поры в оболочках.

Протопласт сине-зеленых водорослей лишен оформленного ядра и ранее считался диффузным, разделенным лишь на окрашенную периферическую часть — хроматоплазму — и лишенную окраски центральную часть — центроплазму. Однако различными методами микроскопии и цитохимии, а также ультрацентрифугированием было доказано, что такое разделение может быть только условным. Клетки сине-зеленых водорослей содержат хорошо выраженные структурные элементы, и разное их расположение обусловливает различия между центро- и хроматоплазмой. Некоторые авторы выделяют теперь в протопласте сине-зеленых водорослей три составные части: 1) нуклеоплазму; 2) фотосинтетические пластины (ламеллы); 3) рибосомы и другие цитоплазматические гранулы. Но так как нуклеоплазма занимает район центроплазмы, а ламеллы и другие составные части расположены в районе хроматоплазмы, содержащей пигменты, то нельзя считать ошибкой и старое, классическое разграничение (рибосомы встречаются в обеих частях протопласта).

Пигменты, сосредоточенные в периферической части протопласта, локализованы в пластинчатых образованиях — ламеллах, которые располагаются в хроматоплазме по-разному: хаотично, бывают упакованы в гранулы или ориентированы радиально. Подобные системы ламелл теперь нередко называют парахроматофорами.

В хроматоплазме, кроме ламелл и рибосом, встречаются еще эктопласты (цианофициновые зерна, состоящие из липопротеидов) и различного рода кристаллы. В зависимости от физиологического состояния и возраста клеток все эти структурные элементы могут сильно изменяться вплоть до полного исчезновения.

Центроплазма клеток сине-зеленых водорослей состоит из гиалоплазмы и разнообразных палочек, фибрилл и гранул. Последние представляют собой хроматиновые элементы, которые окрашиваются ядерными красителями. Гиалоплазму и хроматиновые элементы вообще можно считать аналогом ядра, поскольку в этих элементах содержится ДНК; они при делении клеток делятся продольно, и половинки поровну распределяются по дочерним клеткам. Но, в отличие от типичного ядра, в клетках сине-зеленых водорослей вокруг хроматиновых элементов никогда не удается обнаружить ядерной оболочки и ядрышек. Это — ядроподобное образование в клетке, и называют его нуклеоидом. В нем встречаются и рибосомы, содержащие РНК, вакуоли и полифосфатные гранулы.

Установлено, что у нитчатых форм между клетками имеются плазмодесмы. Иногда соединены между собой также системы ламелл соседних клеток. Поперечные перегородки в трихоме ни в коем случае нельзя считать кусками мертвого вещества. Это живая составная часть клетки, которая постоянно участвует в ее жизненных процессах подобно перипласту жгутиковых организмов.

Протоплазма сине-зеленых водорослей более густая, чем у других групп растений; она неподвижна и очень редко содержит вакуоли, наполненные клеточным соком. Вакуоли появляются только в старых клетках, и возникновение их всегда приводит к гибели клетки. Зато в клетках сине-зеленых водорослей часто встречаются газовые вакуоли (псевдовакуоли). Это полости в протоплазме, наполненные азотом и придающие клетке в проходящем свете микроскопа черно-бурый или почти черный цвет. Встречаются они у некоторых видов почти постоянно, но есть и такие виды, у которых их не обнаруживают. Присутствие или отсутствие их часто считается таксономически важным признаком, но, конечно, еще далеко не все о газовых вакуолях нам известно. Чаще всего встречаются они в клетках у таких видов, которые ведут планктонный образ жизни (представители родов Anabaena, Aphanizomenon, Rivularia, Microcystis и др., рис. 50, 58, *1*). Нет сомнения в том, что газовые вакуоли у этих водорослей служат своеобразным приспособлением к уменьшению удельного веса, т. е. к улучшению «парения» в толще воды. И все же их наличие совсем необязательно, и даже у таких типичных планктеров, как Microcystis aeruginosa и M. flos-aquae, можно наблюдать

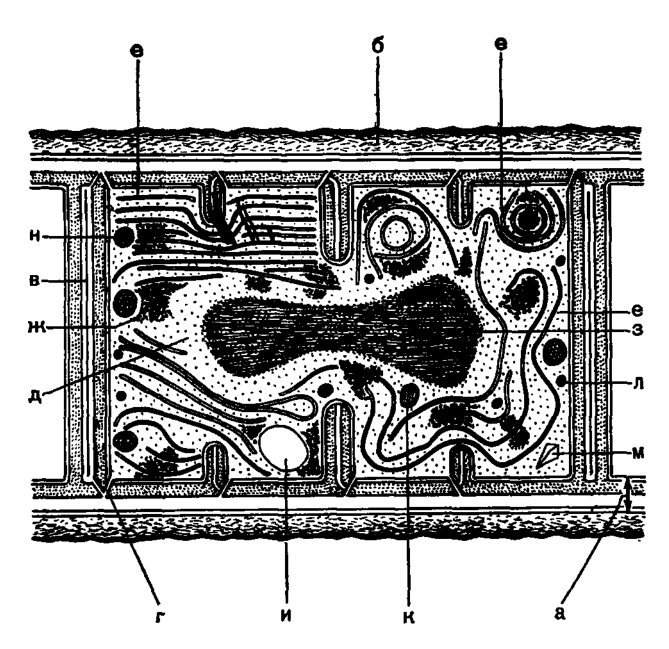


Рис. 49. Схематическое изображение строения клетки сине-зеленых водорослей под электронным микроскопом:

а — двухслойная клеточная оболочка с наружной мембраной и внутренней клеточной мембраной (плазмалеммой); *б* — слизистый чехол; *в* — промежуточная пластина клеточной стенки; *г* — одна из пор клеточной стенки; *д* — основная малоструктурная клеточная плазма; *е* — фотосинтетические ламеллы, расположенные пакетом, концентрически и одиночно; *ж* — рибосомы и полисомы; *з* — хроматин; *и* — вакуоля; *к* — зерна запасных питательных веществ; *л* — полифосфатные тельца; *м* — кристалл; *н* — цианофициновые зерна.

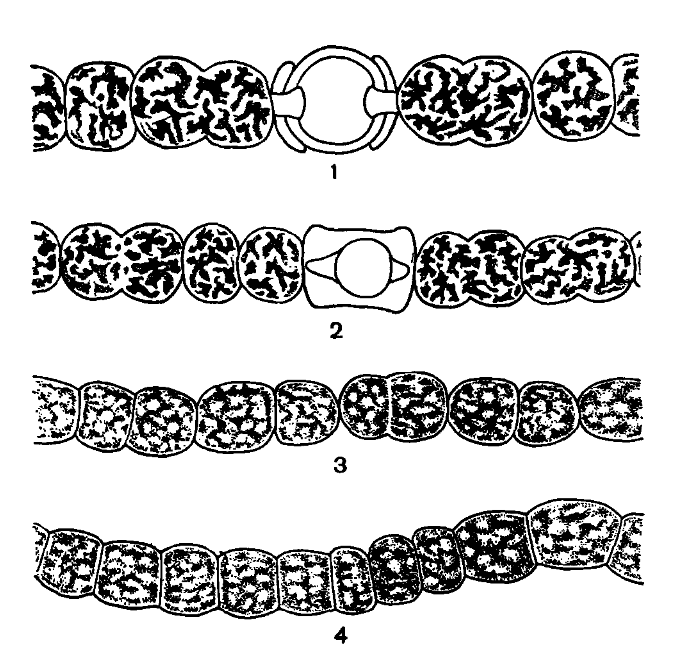


Рис. 50. Газовые вакуоли в клетках нитчатых водорослей:

1, 2 — участки нитей анабены Шереметьевой (Anabaena scheremetievii); *3, 4* — участки нитей ностока сливовидного (Nostoc pruniforme).

(особенно осенью) почти полное исчезновение газовых вакуолей. У некоторых видов они появляются и исчезают внезапно, часто по неизвестным причинам. У *ностока сливовидного* (Nostoc pruniforme, табл. 3, *9*), крупные колонии которого всегда живут на дне водоемов, они появляются в природных условиях весной, вскоре после таяния льда. Обычно зеленовато-коричневые колонии приобретают тогда сероватый, иногда даже молочный оттенок и в течение нескольких дней полностью расплываются. Микроскопирование водоросли в этой стадии показывает, что все клетки ностока набиты газовыми вакуолями (рис. 50) и стали черновато-коричневыми, похожими на клетки планктонных *анабен*. В зависимости от условий газовые вакуоли сохраняются до десяти дней, но в конце концов исчезают; начинается образование слизистого чехла вокруг клеток и их интенсивное деление. Каждая нить или даже кусок нити дает начало новому организму (колонии). Подобную картину можно наблюдать и при прорастании спор эпифитных или планктонных видов *глеотрихии*. Иногда газовые вакуоли появляются только в некоторых клетках трихома, например в меристемальной зоне, где происходит интенсивное деление клеток и могут возникать гормогонии, выходу которых газовые вакуоли каким-то образом помогают.

Газовые вакуоли образуются на границе хромато- и центроплазмы и по очертаниям совсем неправильны. У некоторых видов, живущих в верхних слоях придонного ила (в сапропеле), в частности у видов *осциллатории*, крупные газовые вакуоли располагаются в клетках по сторонам поперечных перегородок. Экспериментально установлено, что появление таких вакуолей бывает вызвано уменьшением в среде количества растворенного кислорода, с прибавлением в среду продуктов сероводородного брожения. Можно предполагать, что такие вакуоли возникают в качестве хранилищ или мест отложения газов, которые выделяются при ферментативных процессах, происходящих в клетке.

Состав пигментного аппарата у сине-зеленых водорослей очень пестрый, у них найдено около 30 различных внутриклеточных пигментов. Они относятся к четырем группам — к хлорофиллам, каротинам, ксантофиллам и билипротеинам. Из хлорофиллов пока достоверно доказано наличие хлорофилла *а*; из каротиноидов — α-, β- и ε-каротинов; из ксантофиллов — эхинеона, зеаксантина, криптоксантина, миксоксантофилла и др., а из билипротеинов — *с*-фикоцианина, *с*-фикоэритрина и аллофикоцианина. Весьма характерно для сине-зеленых водорослей наличие последней группы

пигментов (встречающейся еще у багрянок и некоторых криптомонад) и отсутствие хлорофилла *b*. Последнее еще раз свидетельствует о том, что сине-зеленые водоросли являются древней группой, отделившейся и пошедшей по самостоятельному пути развития еще до возникновения в ходе эволюции хлорофилла *b*, участие которого в фотохимических реакциях фотосинтеза дает наиболее высокий коэффициент полезного действия.

Разнообразием и своеобразным составом фотоассимилирующих пигментных систем объясняется устойчивость сине-зеленых водорослей к воздействию продолжительного затемнения и анаэробиоза. Этим же частично объясняется и существование их в крайних условиях обитания — в пещерах, богатых сероводородом слоях придонного ила, в минеральных источниках.

Продуктом фотосинтеза в клетках сине-зеленых водорослей является гликопротеид, который возникает в хроматоплазме и там же отлагается. Гликопротеид похож на гликоген — от раствора иода в иодистом калии он приобретает коричневый цвет. Между фотосинтетическими ламеллами обнаружены полисахаридные зернышки. Цианофициновые зерна во внешнем слое хроматоплазмы состоят из липопротеидов. Волютиновые зерна в центроплазме представляют собой запасные вещества белкового происхождения. В плазме обитателей серных водоемов появляются зернышки серы.

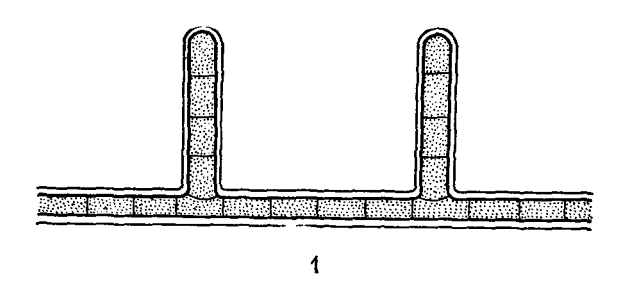
Пестротой пигментного состава можно объяснить и разнообразие цвета клеток и трихомов сине-зеленых водорослей. Окраска их варьирует от чисто-сине-зеленой до фиолетовой или красноватой, иногда до пурпурной или коричневато-красной, от желтой до бледно-голубой или почти черной. Цвет протопласта зависит от систематического положения вида, а также от возраста клеток и условий существования. Очень часто он маскируется цветом слизистых влагалищ или колониальной слизи. Пигменты встречаются и в слизи и придают нитям или колониям желтый, коричневый, красноватый, фиолетовый или синий оттенок. Цвет слизи, в свою очередь, зависит от экологических условий — от света, химизма и pH среды, от количества влаги в воздухе (у аэрофитов).

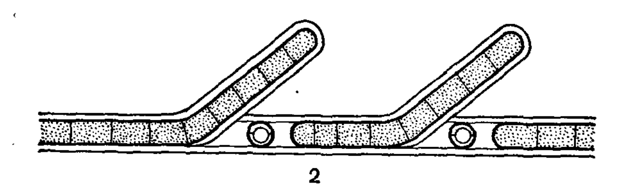
Строение нитей. Немногие сине-зеленые водоросли растут в виде отдельных клеток, большинству свойственно образование колоний или многоклеточных нитей. В свою очередь, нити могут или образовывать ложнопаренхимные колонии, в которых они тесно сомкнуты, а клетки сохраняют физиологическую самостоятельность, или иметь гормогониальное строение, при котором клетки соединены в ряд, слагая так называемый трихом. В трихоме протопласты соседних клеток соединены плазмодесмами. Трихом, окруженный слизистым влагалищем, получил название нити.

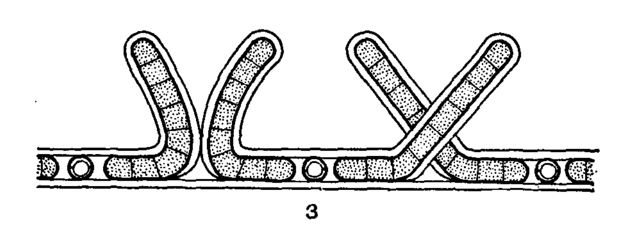
Нитчатые формы могут быть простые и разветвленные. Ветвление у сине-зеленых водорослей бывает двояким — настоящим и ложным (рис. 51). Настоящим называют такое ветвление, когда боковая ветвь возникает в результате деления одной клетки перпендикулярно к основной нити (порядок Stigonematales). Ложным ветвлением называют образование боковой ветви путем разрыва трихома и прорыва его через влагалище в сторону одним или обоими концами. В первом случае говорят об одиночном, во втором — о двойном (или парном) ложном ветвлении. Ложным ветвлением можно считать и петлеобразное ветвление, характерное для семейства Scytonemataceae, и редко встречающееся V-образное ветвление — результат повторного деления и роста двух соседних клеток трихома в двух взаимно противоположных направлениях по отношению к длинной оси нити.

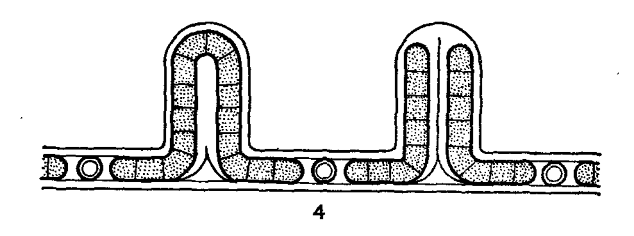
У очень многих нитчатых сине-зеленых водорослей имеются своеобразные клетки, получившие название гетероцист. У них хорошо выражена двухслойная оболочка, а содержимое всегда лишено ассимиляционных пигментов (оно бесцветное, голубоватое или желтоватое), газовых вакуолей и зерен запасных веществ. Они образуются из вегетативных клеток в разных местах трихома, в зависимости от систематического положения водоросли: на одном (Rivularia, Calothrix, Gloeotrichia) и обоих (Anabaenopsis, Cylindrospermum) концах трихома — базально и терминально; в трихоме между вегетативными клетками, т. е. интеркалярно (Nostoc, Anabaena, Nodularia) или сбоку трихома — латерально (у некоторых Stigonematales). Гетероцисты встречаются поодиночке или по нескольку (2—10) в ряд. В зависимости от расположения в каждой гетероцисте возникают одна (у терминальных и латеральных гетероцист) или две, изредка даже три (у интеркалярных) пробки, которые с внутренней стороны закупоривают поры между гетероцистой и соседними вегетативными клетками (рис. 5, *2*).

Гетероцисты называют ботанической загадкой. В световом микроскопе они выглядят как будто пустыми, но иногда, к большому удивлению исследователей, они вдруг прорастали, давая начало новым трихомам. При ложном ветвлении и во время разделения нитей трихомы чаще всего разрываются возле гетероцист, как будто ими ограничивается рост трихомов. Благодаря этому их раньше называли пограничными клетками. Нити с базальными и терминальными гетероцистами прикрепляются к субстрату при помощи гетероцист. У некоторых видов с гетероцистами связано образова-









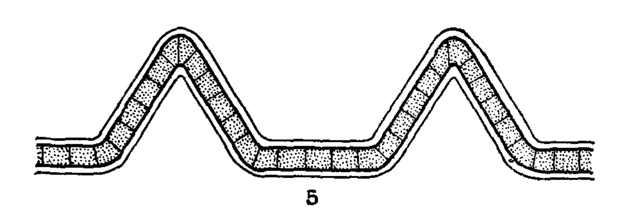


Рис. 51. Схематическое изображение типов ветвления у *сине-зеленых водорослей:*

1 — настоящее ветвление; *2—5* — ложное ветвление (*2* — одиночное, *3* — двойное, *4* — петлеобразное, *5* — V-образное).

ние покоящихся клеток — спор: они располагаются рядом с гетероцистой по одну (у Cylindrospermum, Gloeotrichia, Anabaenopsis raciborskii) или по обе ее стороны (у некоторых Anabaena). Не исключено, что гетероцисты являются хранилищами каких-то запасных веществ или энзимов. Любопытно отметить, что все виды сине-зеленых водорослей, способные фиксировать атмосферный азот, имеют гетероцисты.

Размножение. Самым обычным типом размножения у сине-зеленых водорослей является деление клеток надвое. Для одноклеточных форм этот способ единственный; в колониях и нитях он приводит к росту нити или колонии.

Трихом образуется тогда, когда делящиеся в одном направлении клетки не отходят друг от друга. При нарушении линейного расположения возникает колония с беспорядочно расположенными клетками. При делении в двух перпендикулярных направлениях в одной плоскости образуется *пластинчатая колония* с правильным расположением клеток в виде тетрад (Merismopedia). Объемные скопления в виде пакетов возникают в том случае, когда клетки делятся в трех плоскостях (Eucapsis).

Представителям некоторых родов (Gloeocapsa, Microcystis) свойственно также быстрое деление с образованием в материнской клетке множества мелких клеток — н а н н о ц и т о в.

Сине-зеленые водоросли размножаются и другими способами — образованием спор (покоящихся клеток), экзо- и эндоспор, гормогониев, гормоспор, гонидиев, кокков и планококков. Одним из самых распространенных видов размножения нитчатых форм является образование г о р м о г о н и е в. Этот способ размножения столь характерен для части сине-зеленых водорослей, что послужил названием целому классу *гормогониевых* (Hormogoniophyceae). *Гормогониями* принято называть фрагменты трихома, на которые последний распадается. Образование гормогониев — не просто механическое отделение группы из двух, трех или большего числа клеток. Гормогонии обособляются благодаря отмиранию некоторых некроидальных клеток, затем с помощью выделения слизи они выскальзывают из влагалища (если оно имеется) и, совершая колебательные движения, перемещаются в воде или по субстрату. Каждый гормогоний может дать начало новой особи. Если группа клеток, похожая на гормогоний, одета толстой оболочкой, ее называют г о р м о с п о р о й (г о р м о ц и с т о й), которая одновременно выполняет функции и размножения, и перенесения неблагоприятных условий.

У некоторых видов от таллома отделяются одноклеточные фрагменты, которые названы

гонидиями, кокками или планококками. Гонидии сохраняют слизистую оболочку; кокки лишены ясно выраженных оболочек; планококки тоже голые, но, подобно гормогониям, обладают способностью к активному движению.

Причины движения гормогониев, планококков и целых трихомов (у Oscillatoriaceae) далеко еще не выяснены. Они скользят вдоль продольной оси, колеблясь из стороны в сторону, или вращаются вокруг нее. Движущей силой считают выделение слизи, сокращение трихомов по направлению продольной оси, сокращения внешней волнистой мембраны, а также электрокинетические явления.

Довольно распространенными органами размножения являются споры, особенно у водорослей из порядка Nostocales. Они одноклеточные, обычно крупнее вегетативных клеток и возникают из них, чаще из одной. Однако у представителей некоторых родов (Gloeotrichia, Anabaena) они образуются в результате слияния нескольких вегетативных клеток, и длина таких спор может достигать 0,5 *мм*. Не исключено, что в процессе такого слияния происходит и рекомбинация, но пока точных данных об этом нет.

Споры покрыты толстой, двухслойной оболочкой, внутренний слой которой называют эндоспорием, а наружный — экзоспорием. Оболочки гладкие или усеяны сосочками, бесцветные, желтые или коричневатые. Благодаря толстым оболочкам и физиологическим изменениям в протопласте (накопление запасных веществ, исчезновение ассимиляционных пигментов, иногда увеличение количества цианофициновых зерен) споры могут длительное время сохранять жизнеспособность в неблагоприятных условиях и при разнообразных сильных воздействиях (при низких и высоких температурах, при высыхании и сильном облучении). В благоприятных условиях спора прорастает, ее содержимое делится на клетки — образуются спорогормогонии, оболочка ослизняется, разрывается или открывается крышкой и гормогоний выходит.

Эндо- и экзоспоры встречаются главным образом у представителей класса *хамесифоновых* (Chamaesiphonophyceae). Эндоспоры образуются в увеличенных материнских клетках в большом количестве (свыше ста). Образование их происходит сукцеданно (в результате ряда последовательных делений протопласта материнской клетки) или симультанно (путем одновременного распадения материнской клетки на многие мелкие клетки). Экзоспоры по мере своего образования отчленяются от протопласта материнской клетки и выходят наружу. Иногда они не отделяются от материнской клетки, а образуют на ней цепочки (например, у некоторых видов Chamaesiphon).

Половое размножение у сине-зеленых водорослей полностью отсутствует.

Способы питания и экология. Известно, что большинство сине-зеленых водорослей способно синтезировать все вещества своей клетки за счет энергии света. Фотосинтетические процессы, происходящие в клетках сине-зеленых водорослей, в своей принципиальной схеме близки процессам, которые совершаются в других хлорофиллсодержащих организмах.

Фотоавтотрофный тип питания является для них основным, но не единственным. Кроме настоящего фотосинтеза, сине-зеленые водоросли способны к фоторедукции, фотогетеротрофии, автогетеротрофии, гетероавтотрофии и даже полной гетеротрофии. При наличии в среде органических веществ они используют и их в качестве дополнительных источников энергии. Благодаря способности к смешанному (миксотрофному) питанию они могут быть активными и в крайних для фотоавтотрофной жизни условиях. В подобных местообитаниях почти полностью отсутствует конкуренция, и сине-зеленые водоросли занимают доминирующее место.

В условиях плохой освещенности (в пещерах, в глубинных горизонтах водоемов) в клетках сине-зеленых водорослей изменяется пигментный состав. Это явление, получившее название хроматической адаптации, представляет собой приспособительное изменение окраски водорослей под влиянием изменения спектрального состава света за счет увеличения количества пигментов, имеющих окраску, дополнительную к цвету падающих лучей. Изменения окраски клеток (хлорозы) происходят и в случае недостатка в среде некоторых компонентов, в присутствии токсических веществ, а также при переходе к гетеротрофному типу питания.

Есть среди сине-зеленых водорослей и такая группа видов, подобной которой среди других организмов вообще мало. Эти водоросли способны фиксировать атмосферный азот, и это свойство сочетается у них с фотосинтезом. Сейчас известно уже около ста таких видов. Как уже указывалось, эта способность свойственна только водорослям, имеющим гетероцисты, да и им не всем.

Большинство сине-зеленых водорослей-азотфиксаторов приурочено к наземным местообитаниям. Не исключено, что именно их относительная пищевая независимость как фиксаторов атмосферного азота позволяет им заселять необитаемые, без малейших следов почвы, скалы, как это наблюдалось на острове Кракатау в 1883 г.: через три года после извержения

вулкана на пепле и туфах были найдены слизистые скопления, состоящие из представителей родов Anabaena, Gloeocapsa, Nostoc, Calothrix, Phormidium и др. Первыми поселенцами острова Сурцей, возникшего в результате извержения подводного вулкана в 1963 г. около южного берега Исландии, были тоже азотфиксаторы. Среди них оказались некоторые широко распространенные планктонные виды, вызывающие «цветение» воды (Anabaena circinalis, A. cylindrica, A. flos-aquae, A. lemmermannii, A. scheremetievii, A. spiroides, Anabaenopsis circularis, Gloeotrichia echinulata).

Максимальной температурой для существования живой и ассимилирующей клетки считают +65°С, но это не предел для сине-зеленых водорослей (см. очерк о водорослях горячих источников). Такую высокую температуру термофильные сине-зеленые водоросли переносят благодаря своеобразному коллоидному состоянию протоплазмы, которая при высокой температуре очень медленно коагулирует. Самыми распространенными термофилами являются космополиты Mastigocladus laminosus, Phormidium laminosum. Сине-зеленые водоросли способны выдерживать и низкую температуру. Некоторые виды без повреждения хранились в течение недели при температуре жидкого воздуха (—190°С). В природе такой температуры нет, но в Антарктиде при температуре —83°С были в большом количестве найдены сине-зеленые водоросли (ностоки).

В Антарктиде и в высокогорьях, кроме низкой температуры, на водоросли влияет еще и высокая солнечная радиация. Для снижения вредного влияния коротковолнового радиационного излучения сине-зеленые водоросли в ходе эволюции приобрели ряд приспособлений. Важнейшим из них является выделение слизи вокруг клеток. Слизь колоний и слизистые влагалища нитчатых форм являются хорошей защитной обверткой, предохраняющей клетки от высыхания и одновременно действующей как фильтр, устраняющий вредное влияние радиации. В зависимости от интенсивности света в слизи отлагается больше или меньше пигмента, и она окрашивается по всей толще или по слоям.

Способность слизи быстро поглощать и длительно удерживать воду позволяет сине-зеленым водорослям нормально вегетировать и в пустынных районах. Слизь поглощает максимальное количество ночной или утренней влаги, колонии набухают, и в клетках начинается ассимиляция. К полудню студенистые колонии или скопления клеток высыхают и превращаются в черные хрустящие корочки. В таком состоянии они держатся до следующей ночи, когда снова начинается поглощение влаги. Для активной жизни им вполне достаточно парообразной воды.

Сине-зеленые водоросли весьма обычны в почве и в напочвенных сообществах, встречаются они и в сырых местообитаниях, а также на коре деревьев, на камнях и т. п. Все эти местообитания часто не постоянно обеспечены влагой и неравномерно освещены (подробнее см. в очерках о наземных и почвенных водорослях).

Сине-зеленые водоросли встречаются также в криофильных сообществах — на льдах и на снегу. Фотосинтез возможен, конечно, только в том случае, когда клетки окружены прослойкой жидкой воды, что и происходит здесь при ярком солнечном освещении снега и льда.

Солнечная радиация на ледниках и снежниках очень интенсивна, значительную часть ее составляет коротковолновое излучение, что вызывает у водорослей защитные приспособления. В группу криобионтов входит ряд видов сине-зеленых водорослей, но все же в целом представители этого отдела предпочитают местообитания с повышенной температурой (подробнее см. в очерке о водорослях снега и льда).

Сине-зеленые водоросли преобладают в планктоне эвтрофных (богатых питательными веществами) водоемов, где их массовое развитие часто вызывает «цветение» воды. Планктонному образу жизни этих водорослей способствуют газовые вакуоли в клетках, хотя они имеются и не у всех возбудителей «цветения» (табл. 4). Прижизненные выделения и продукты посмертного разложения у некоторых из этих сине-зеленых водорослей ядовиты. Массовое развитие большинства планктонных сине-зеленых водорослей начинается при высокой температуре, т. е. во второй половине весны, летом и в начале осени. Установлено, что для большинства пресноводных сине-зеленых водорослей температурный оптимум находится около +30°С. Есть и исключения. Некоторые виды осциллатории вызывают «цветение» воды подо льдом, т. е. при температуре около 0°С. Бесцветные и сероводородолюбивые виды развиваются в массовом количестве в глубинных слоях озер. Некоторые возбудители «цветения» явно выходят за границы своего ареала благодаря человеческой деятельности. Так, виды рода Anabaenopsis за пределами тропических и субтропических областей долгое время совсем не встречались, но потом были найдены в южных районах умеренного пояса, а несколько лет назад развились уже в Хельсинкской бухте. Подходящая температура и повышенная эвтрофизация (органическое загрязнение) позволили этому организму развиваться в больших количествах и севернее 60-й параллели.

«Цветение» воды вообще, а вызванное сине-зелеными водорослями особенно считается стихийным бедствием, так как вода становится почти ни к чему уже не пригодной. При этом значительно увеличиваются вторичное загрязнение и заиление водоема, так как биомасса водорослей в «цветущем» водоеме достигает значительных величин (средняя биомасса — до 200 $г/м^3$, максимальная — до 450—500 $г/м^3$), а среди сине-зеленых очень мало таких видов, которые употреблялись бы другими организмами в пищу.

Многосторонни отношения между сине-зелеными водорослями и другими организмами. Виды из родов Gloeocapsa, Nostoc, Scytonema, Stigonema, Rivularia и Calothrix являются фикобионтами в лишайниках. Некоторые сине-зеленые водоросли живут в других организмах в качестве ассимиляторов. В воздушных камерах мхов Anthoceros, Blasia живут виды Anabaena и Nostoc. В листьях водяного папоротника Azolla americana обитает Anabaena azollae, в межклетниках Cycas и Zamia—Nostoc punctiforme (подробнее см. в очерке о симбиозе водорослей с другими организмами).

Таким образом, сине-зеленые водоросли встречаются на всех континентах и во всевозможных местообитаниях — в воде и на суше, в пресных и соленых водах, везде и всюду.

Многие авторы придерживаются мнения, что все сине-зеленые водоросли убиквисты и космополиты, но это далеко не так. Выше уже говорилось о географическом распространении рода Anabaenopsis. Подробными исследованиями доказано, что даже такой распространенный вид, как Nostoc pruniforme, не космополит. Некоторые роды (например, Nostochopsis, Camptylonemopsis, Raphidiopsis) целиком приурочены к поясам жаркого или теплого климата, Nostoc flagelliforme — к аридным районам, многие виды рода Chamaesiphon — к холодным и чистоводным рекам и ручьям горных стран.

Отдел сине-зеленых водорослей считают древнейшей группой автотрофных растений на Земле. Примитивное строение клетки, отсутствие полового размножения и жгутиковых стадий — все это серьезные доказательства их древности. По цитологии сине-зеленые сходны с бактериями, а некоторые их пигменты (билипротеины) встречаются и у красных водорослей. Однако, учитывая весь комплекс характерных для отдела признаков, можно предполагать, что сине-зеленые водоросли являются самостоятельной ветвью эволюции. Свыше трех миллиардов лет назад они отошли от основного ствола растительной эволюции и образовали тупиковую ветвь.

Говоря о хозяйственном значении сине-зеленых, на первое место нужно поставить их роль в качестве возбудителей «цветения» воды. Это, к сожалению, отрицательная роль. Положительное значение их заключается прежде всего в способности усваивать свободный азот. В восточных странах сине-зеленые водоросли используют даже в пищу, а в последние годы некоторые из них нашли дорогу в бассейны массовых культур для индустриального производства органического вещества.

Систематика сине-зеленых водорослей еще далека от совершенства. Сравнительная простота морфологии, относительно малое количество ценных с точки зрения систематики признаков и широкая изменчивость некоторых из них, а также разная трактовка одних и тех же признаков привели к тому, что почти все имеющиеся системы в той или иной мере субъективны и далеки от естественной. Нет хорошего, обоснованного разграничения вида как целого и объем вида в разных системах понимается по-разному. Общее количество видов в отделе определяется в 1500—2000. По принятой нами системе отдел сине-зеленых водорослей делится на 3 класса, несколько порядков и много семейств.

КЛАСС ХРООКОККОВЫЕ (CHROOCOCCOPHYCEAE)

Сюда входят одноклеточные и колониальные организмы. У большинства колонии образуются за счет выделения значительных масс слизи, реже путем слипания плотно сомкнутых клеток. Располагаются клетки в колониях беспорядочно или правильно, очень редко нитевидно. Клетки в большинстве без дифференцировки на основание и вершину. Размножаются хроококковые делением клеток, реже нанноцитами, планококками и спорами. Эндо- и экзоспоры, а также гетероцисты отсутствуют. Класс охватывает 35 родов, неравномерно распределяющихся на 2 порядка.

ПОРЯДОК ХРООКОККОВЫЕ (CHROOCOCCALES)

Порядок включает широко распространенные одноклеточные и колониальные формы, не образующие слоевища, свободноживущие или сидящие на субстрате. Размножаются эти водоросли почти без исключения делением клеток. Основных семейств в порядке 7.

Семейство *коккобактрейных* (Coccobactreaceae) содержит около 10 родов, объединяющих водоросли с шаровидными, эллипсоидными, цилиндрическими или веретеновидными клетками. Клетки одиночные или соединенные в небольшие колонии с плохо заметной слизью. Наиболее известны 2 рода.

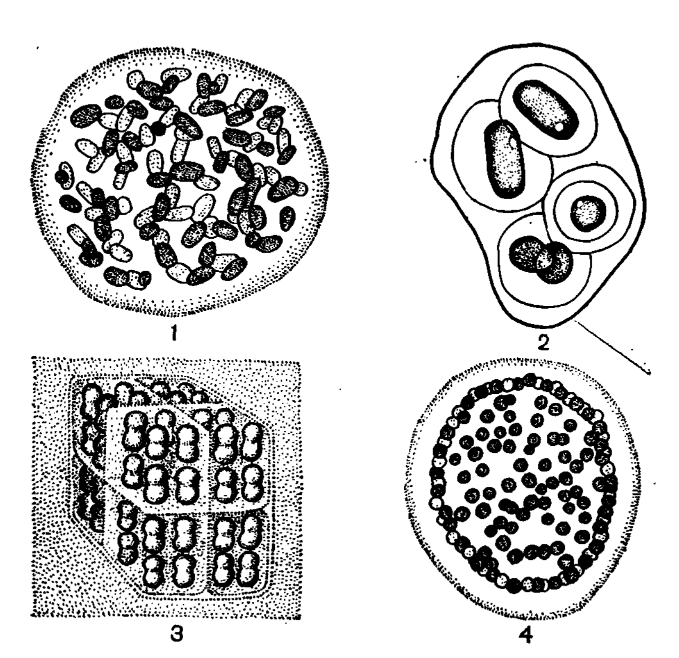


Рис. 52. Хроококковые:

1 — Aphanothece stagnina; 2 — Gloeothece palea; 3 — Eucapsis alpina; 4 — Coelosphaerium kuetzingianum.

Род *синехоцистис* (Synechocystis) охватывает 12 в основном пресноводных или эндофитных (живущих в слизи других водорослей) видов. Клетки у этих водорослей шаровидные, одиночные или после деления соединенные попарно. В СССР найдены 9 видов, самый распространенный из них Synechocystis aquatilis.

Род *синехококкус* (Synechococcus) содержит 15 видов с эллипсоидными или цилиндрическими клетками. Это обитатели стоячих вод, реже источников или наземных местообитаний, два вида морских. Самые известные виды — Synechococcus major и S. aeruginosus (табл. 3, *1*).

Род *дактилококкопсис* (Dactylococcopsis) содержит около 15 видов, отличающихся своеобразной формой удлиненных, заостренных на концах клеток, собранных небольшими пучками. Обитают преимущественно в планктоне. Наиболее известный вид — Dactylococcopsis rhaphidioides (табл. 3, *2*).

Семейство *мерисмопедиевых* (Merismopediaceae) включает водоросли с пластинчатыми колониями, шаровидными или эллипсоидными правильно расположенными клетками. Содержит только 2 рода.

Род *мерисмопедия* (Merismopedia) объединяет 13 видов, обитающих преимущественно в пресных водах. Они предпочитают прибрежную зону, живут эпифитно или в планктоне. Распространенные виды Merismopedia elegans и M. glauca образуют крупные колонии (табл. 3, *3*).

Семейство *микроцистиевых* (Microcystidaceae) содержит 4 рода со слизистыми шаровидными или бесформенными колониями; клетки в них шаровидные, эллипсоидные до палочковидно-цилиндрических, располагающиеся в колониях беспорядочно; слизь гомогенная.

Род *микроцистис* (Microcystis) охватывает 20—25 трудноопределяемых видов, обитающих в самых разнообразных условиях (около 10 морских). Клетки у них шаровидные, у многих видов с газовыми вакуолями, беспорядочно расположенные в шаровидных, эллипсоидных или продырявленных колониях. Это частые возбудители «цветения» воды почти во всех климатических зонах, некоторые содержат (или выделяют) ядовитые вещества. У M. aeruginosa очертания колониальной слизи четкие, диаметр колонии достигает 1 *мм* (табл. 3, *4*, рис. 28, *1*). У M. flos-aquae очертания расплывающиеся. M. pulverea встречается в планктоне, бентосе и даже в наземных местообитаниях и в почве.

Род *афанотеце* (Aphanothece) объединяет около 20 видов, 5 из них обитают в соленых водах. Представители рода отличаются от рода микроцистис эллипсоидными или цилиндрическими клетками. Колонии иногда макроскопические, величиной до голубиного яйца, встречаются в водных и наземных местообитаниях. Самые известные виды — Aphanothece stagnina и A. elabens (рис. 52, *1*). Крупные студенистые колонии первой живут на дне водоемов или всплывают на поверхность, а колонии второй сначала прикрепляются к растениям и подводным предметам, потом плавают в толще воды, вызывая «цветение».

Семейство *глеокапсовых* (Gloeocapsaceae) включает водоросли, у которых шаровидные или эллипсоидные клетки собраны в микроскопические колонии. Колонии слизистые, более или менее шаровидные, иногда расплывающиеся. В колониях клетки в большинстве случаев окружены последовательно включенными друг в друга слизистыми пузырями, реже слизь гомогенная. Как исключение образуются кубические колонии. В семействе 3 рода.

Род *глеокапса* (Gloeocapsa) содержит свыше 60 трудноопределяемых видов. Клетки у них шаровидные. Пузыри колониальной слизи хорошо выражены, реже слизь однородная. Встречаются эти водоросли как в воде, так и в наземных местообитаниях; в первом случае у большинства колониальная слизь бесцветная, во втором окрашенная. В колониях со слоистой слизью обычно по 2—8 клеток, реже больше; в колониях с гомогенной слизью обыкновенно клеток много. Самые распространенные виды — Gloeocapsa limnetica, Gl. turgida, Gl. minuta, Gl. magma, Gl. alpina, Gl. rupestris. Первые

три с бесцветной слизью — довольно обычные обитатели планктона, a Gl. turgida (табл. 3, *5*) встречается даже в соленой воде, в илу, в болотах, в наземных местообитаниях и в горячих источниках. Gl. magma с розовато-красными до красно-коричневых оболочками, Gl. rupestris с желтыми до коричневых оболочками и Gl. alpina с сине-фиолетовыми до черно-фиолетовых оболочками встречаются на влажных скалах, камнях, стенах, реже в воде.

Водоросли из рода *глеотеце* (Gloeothece) по обособленным слизистым оболочкам вокруг клеток напоминают представителей Gloeocapsa, но хорошо отличаются от них удлиненной формой клеток, которые делятся перпендикулярно длинной оси.

Видов в роде около 15, большинство из них обитает на влажных скалах, на мхах, на почве, по краям источников (даже теплых), реже в воде. Обычный вид — Gloeothece palea (рис. 52, *2*).

Представители рода *эукапсис* (Eucapsis) отличаются клетками, расположенными в плотных кубиках, слизь у них четкая; клетки шаровидные. Самый известный вид — Eucapsis alpina (рис. 52, *3*), обитающий в основном в водоемах на севере и в горах, реже в торфяных болотах.

Семейство *целосфериевых* (Coelosphaeriaceae) объединяет сине-зеленые водоросли с шаровидными, реже чуть эллипсоидными или многоугольными клетками, всегда образующими колонии, где они располагаются в один периферический слой. В семействе несколько родов.

Род *целосфериум* (Coelosphaerium) включает формы со слизистыми, шаровидными или бесформенными колониями. Содержит около 10 видов, все обитают только в воде, самый обыкновенный из них — Coelosphaerium kuetzingianum (рис. 52, *4*).

Семейство *гомфосфериевых* (Gomphosphaeriaceae) объединяет водоросли с эллипсоидными или обратнояйцевидными клетками, всегда собранными в слизистые колонии, где они сидят по периферии на ножках, радиально расходящихся от более плотного центрального тела.

Род *гомфосферия* (Gomphosphaeria) содержит около 10 видов, в СССР встречаются 2: Gomphosphaeria aponina (табл. 3, *6*) и G. lacustris, обитающие в планктоне стоячих вод и среди других водорослей.

Семейство *воронихиниевых* (Woronichiniaceae) включает водоросли с удлиненными клетками, расположенными в слизистых колониях в один слой, наружная колониальная слизь радиально-трубчатая.

Род *воронихиния* (Woronichinia)— единственный род с одним видом W. naegeliana (рис. 28, *2*), который обитает в планктоне, возбуждая «цветение».

ПОРЯДОК ЭНТОФИЗАЛИЕВЫЕ (ENTOPHYSALIDALES)

Представители этого порядка образуют более или менее полушаровидные или корковидные, плотно прикрепленные к субстрату слизистые слоевища. Последние слагаются из клеток и колоний, которые похожи на колонии глеокапсы. Колонии срастаются рядами друг с другом. В порядке 2 семейства, объединяющих около 10 родов, но все они довольно редкие, трудноопределимые, некоторые роды морские.

КЛАСС ХАМЕСИФОНОВЫЕ (CHAMAESIPHONOPHYCEAE)

В этот класс входят одноклеточные представители с дифференцированными на основание и вершину слоевищами, колониальные формы, нитевидные или образующие простые слоевища срастанием нитей боковыми сторонами. Почти все живут прикрепленно, встречаются довольно редко. Размножаются хамесифоновые эндо- и экзоспорами. Их развитие на отдельных стадиях сходно с развитием водорослей из классов хроококковых и гормогониевых. Хамесифоновые растут эпифитно или на камнях, предпочитая чистоводные и бедные питательными веществами горные ручьи, где их слоевища образуют цветные корочки или пятна на камнях, раковинах и растениях. Некоторые виды обитают в морях.

В классе 4 порядка, из которых легче других определяется порядок Dermocarpales, куда входят одноклеточные формы, прикрепляющиеся одним концом к субстрату поодиночке или в группах. Клетки этих водорослей вегетативно не делятся, размножение осуществляется только эндо- или экзоспорами. В порядке 2 семейства.

Семейство *хамесифоновых* (Chamaesiphonaceae) включает единственный род *хамесифон* (Chamaesiphon), примерно с 30 пресноводными видами. Клетки у них эллипсоидные, грушевидные или цилиндрические, вокруг нижней части клетки имеется чашка или влагалище. Размножаются хамесифоновые экзоспорами, которые образуются у некоторых видов в большом количестве цепочками, у других понемногу, у одних рассеиваются, у других прорастают на материнских клетках. Виды Chamaesiphon довольно обыкновенны в чистоводных и холодных горных ручьях и реках. Примером может служить Chamaesiphon curvatus (табл. 3, *7*).

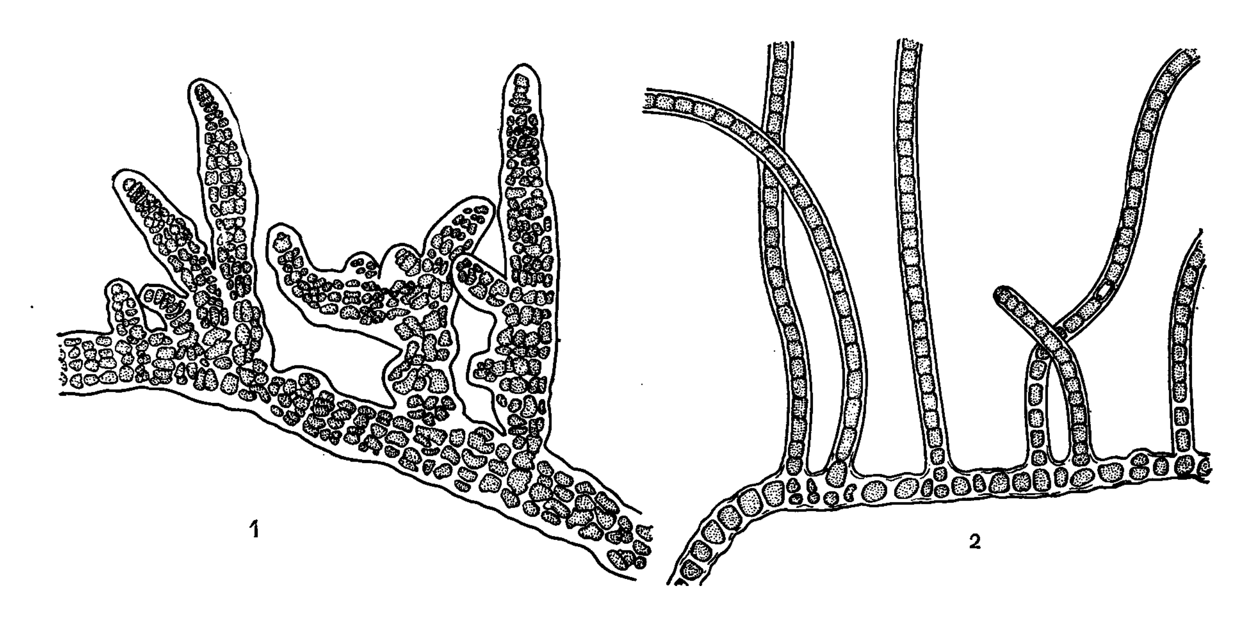


Рис. 53. Стигонемовые: 1 — Stigonema informe; 2 — Hapalosiphon fontinalis.

КЛАСС ГОРМОГОНИЕВЫЕ (HORMOGONIOPHYCEAE)

В этот обширный класс входят многоклеточные нитевидные водоросли, клетки которых соединены друг с другом посредством плазмодесм, образуя трихомы. Трихомы голые или покрытые слизистыми влагалищами, в трихомах имеются или отсутствуют гетероцисты. Размножение осуществляется гормогониями, реже спорами.

Разные авторы насчитывают разное количество порядков в классе — от 12 до 31.

ПОРЯДОК СТИГОНЕМОВЫЕ (STIGONEMATALES)

Представители порядка характеризуются настоящим ветвлением, хотя здесь встречается и ложное ветвление. Трихомы в нитях одно- или многорядные, гетероцисты латеральные или интеркалярные. Нити соединены в войлоковидные, подушкообразные или накипные дерновинки. В порядке около 35 родов, около 100 видов, распределяющихся в 5 семейств. Из них 4 небольших, содержащих каждое по нескольку родов с немногими редкими видами из тропиков, морей и горячих источников.

Семейство *стигонемовых* (Stigonemataceae) самое многочисленное и распространенное, объединяет 14 родов (1 из них морской, 3 тропических), 70 видов. Наиболее часто встречаются роды Stigonema и Hapalosiphon, первый преимущественно на суше, второй — в воде.

Водоросли из рода *стигонема* (Stigonema) — их около 30 видов — характеризуются всесторонним боковым ветвлением. Часто они образуют темно-коричневые подушкообразные или корковидные дерновинки. Трихомы у них обычно двухрядные или многорядные, реже однорядные, боковые ветви тоньше основных. Stigonema informe (рис. 53, *1*) встречается на влажных скалах, на мхах и пнях, в тундре на почве; St. ocellatum (табл. 3, *8*) чаще всего в болотах, реже в озерах и реках.

Род *хапалосифон* (Hapalosiphon) отличается обычно однорядными главными и всегда однорядными боковыми нитями, гетероцисты интеркалярные.

В роде 12 видов. Наиболее распространен Hapalosiphon fontinalis (рис. 53, *2*), он встречается в торфяных болотах, реже в горячих источниках.

ПОРЯДОК МАСТИГОКЛАДОВЫЕ (MASTIGOCLADALES)

Представители порядка характеризуются прежде всего V-образным ветвлением и интеркалярными гетероцистами. В порядке одно семейство *мастигокладовых* (Mastigocladaceae), которое содержит 7 родов, 3 из них морские; почти все с одним видом. Известнейший и самый распространенный вид — Mastigocladus laminosus, обитающий в горячих источниках при температуре от +30 до +60° C с оптимумом от +50 до +55° C. Морфологически этот вид очень изменчив, выделены различные стадии

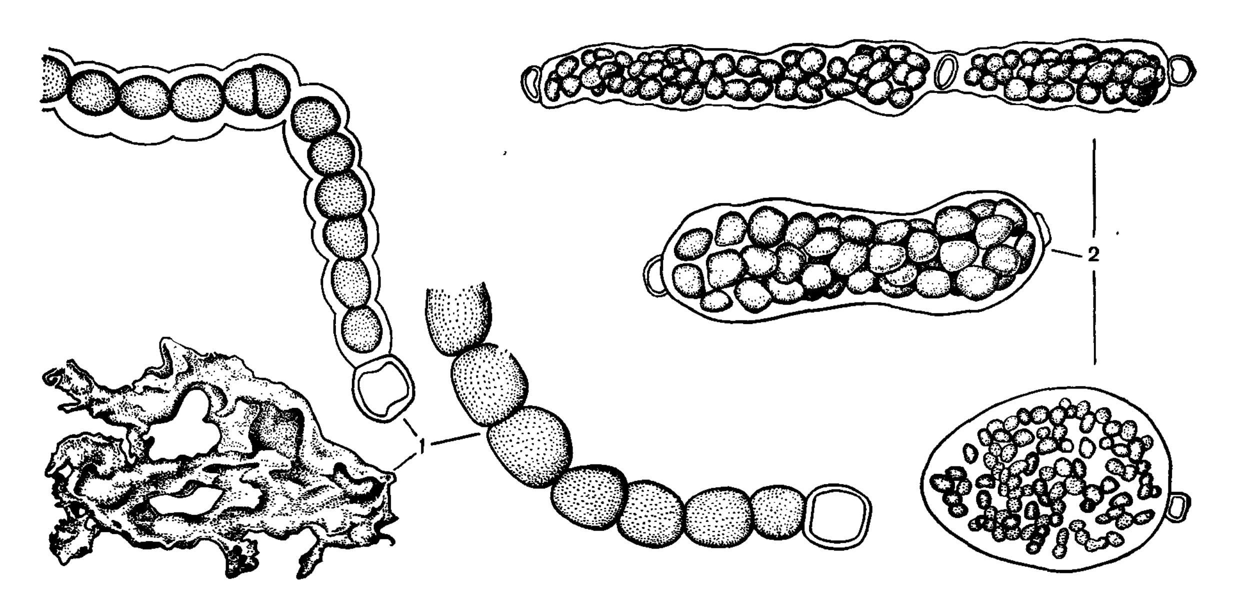


Рис. 54. Ностоковые:

1 — Nostoc commune, колония в натуральную величину и отдельные нити; 2 — N. punctiforme, колонии разного строения.

его развития. Считается, что это филогенетически древний вид, реликт термальных местообитаний.

ПОРЯДОК НОСТОКОВЫЕ (NOSTOCALES)

У ностоковых трихомы всегда однорядные, всегда с гетероцистами и часто со спорами, не ветвящиеся или ветвящиеся ложно. Они бывают как с влагалищами, так и без них, чаще по одному трихому в каждом влагалище. В порядок входит 9 семейств.

Семейство *ностоковых* (Nostocaceae) охватывает 2 рода — Nostoc (около 50 видов) и Wollea (3 вида).

Водоросли из рода Nostoc чрезвычайно широко распространены как в воде, так и на суше. Колонии их имеют разные размеры, форму и консистенцию — от микроскопических до лепешек диаметром 30 *см*, студенистые, мягкие или с крепкой поверхностью, маленькие — часто шаровидные, большие — распростертые. Nostoc commune (рис. 54, *1*) встречается на почве и на камнях как в арктических и субарктических районах, так и в степях и пустынях. Колонии его в сухом состоянии черные, во влажном черно-оливково-зеленые. На почве они образуют значительные скопления. У N. pruniforme (табл. 3, *9*) колонии большей частью шаровидные или эллипсоидные, реже приплюснутые, диаметром 1—8 *см*, внутри более жидкие, сверху кожистые, распространены преимущественно в воде в зоне умеренного климата: на дне водоемов на 1 $м^2$ может образовываться до 500 колоний величиной с вишню и более. В умеренной зоне одним из самых распространенных является N. punctiforme (рис. 54, *2*), обладающий плотными колониями с трудноразличимыми трихомами. Этот вид успешно растет в стоячих водах, на почве и в почве, а также в лишайниках и в некоторых высших растениях в качестве симбионта. Многие ностоки живут вначале в прикрепленном состоянии, потом колонии освобождаются и живут на дне или в планктоне.

Семейство *анабеновых* (Anabaenaceae) включает формы, которые по строению нитей похожи на представителей семейства ностоковых, но у них никогда не образуются студенистые колонии. Нити у этих водорослей с влагалищем или без него, соединенные в бесформенные дерновины или одиночные.

В семействе 4 рода.

Род *анабена* (Anabaena) широко распространен, он содержит около 100 видов, которые встречаются в воде и в наземных местообитаниях, среди них много возбудителей «цветения» воды (Anabaena flos-aquae, A. hassalii, A. scheremetievii, A. circinalis, A. lemmermannii и др., табл. 3, *10*, рис. 28, *5*, *6*). Характерные признаки водорослей рода — интеркалярное расположение гетероцист, образование спор. Форма спор, гетероцист и вегетативных клеток колеблется в широких пределах. Наличие газовых вакуолей у некоторых постоянное, но в конце вегетационного периода они могут и исчезнуть. Отдельные виды, например A. variabilis (рис. 55, *1*), часты на почве и в наземных место-



Рис. 55. Ностоковые:

1 — Anabaena variabilis; 2 — Cylindrospermum muscicola; 3 — Anabaenopsis raciborskii.

обитаниях. Многие анабеновые связывают атмосферный азот.

Роды *анабенопсис* (Anabaenopsis) и *цилиндроспермум* (Cylindrospermum) имеют одинаковое расположение гетероцист — по обоим концам трихомов, но у Cylindrospermum споры возникают рядом с гетероцистой, а у Anabaenopsis без связи с нею. Представители рода Cylindrospermum, например C. muscicola (рис. 55, *2*), характерны для наземных местообитаний или живут эпифитно на подводных частях цветковых растений, а также в верхних слоях придонного ила, тогда как род Anabaenopsis типично планктонный, распространенный преимущественно в тропических и субтропических странах. Примером может быть A. raciborskii (рис. 55, *3*).

Семейство *афанизоменоновых* (Aphanizomenonaceae) представлено одним родом *афанизоменон* (Aphanizomenon), который содержит 10 видов. Трихомы у водорослей из этого рода прямые или изогнутые, одиночные или соединенные в свободноплавающие пучки, достигающие значительных размеров. Клетки в средней части трихомов коротко-цилиндрические, с газовыми вакуолями, на концах удлиненные, суживающиеся и часто бесцветные. Гетероцисты и споры интеркалярные, разнообразной формы. Самый распространенный вид — Aphanizomenon flos-aquae (табл. 3, *11*; рис. 28, *3*, *4*) с цилиндрическими спорами, обычный возбудитель «цветения» воды в эвтрофных водоемах.

Семейство *сцитонемовых* (Scytonemataceae) содержит 4 рода, из них наиболее обширны 2. Морфологически они довольно близки.

Род *сцитонема* (Scytonema) характеризуется двойным ложным ветвлением и нередко косой слоистостью влагалищ. Если представители этого рода имеют одиночное ветвление, то вла-

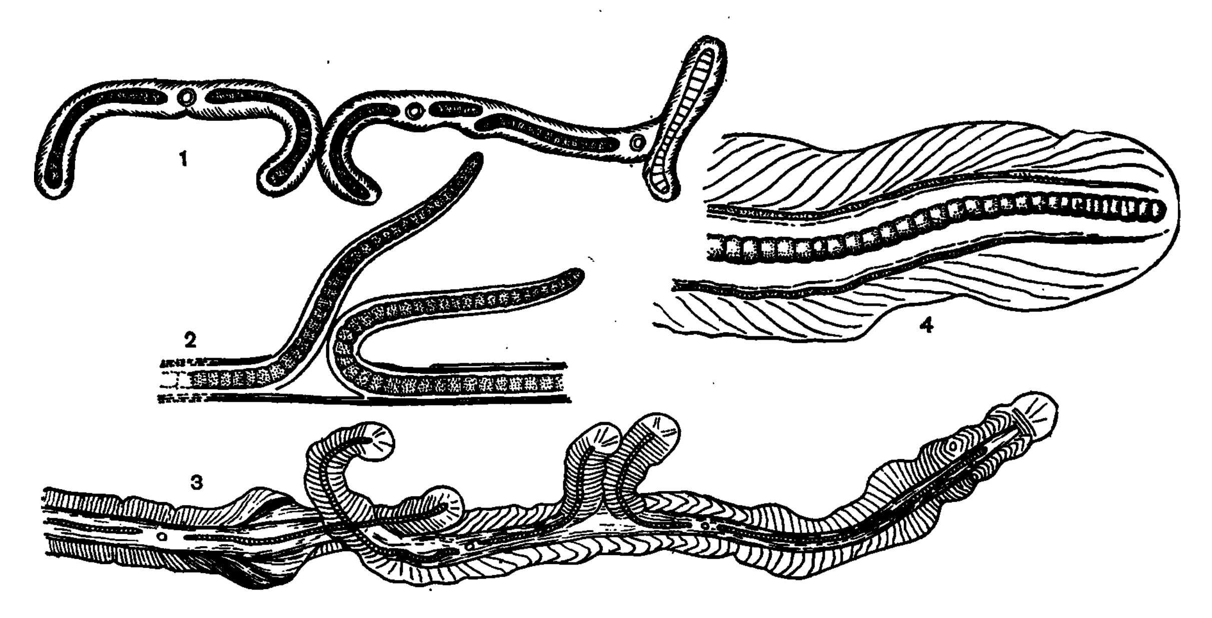


Рис. 56. Сцитонемовые:

1 — Scytonema crustaceum; 2 — Sc. mirabile; 3, 4 — Sc. alatum (3 — нить при малом увеличении, 4 — конец нити при бóльшем увеличении).

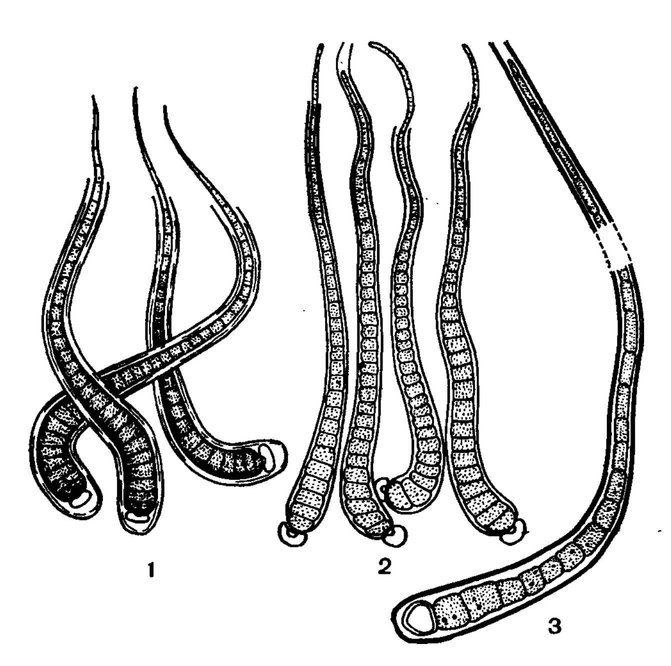


Рис. 57. Ривуляриевые:

1 — Calothrix fusca; 2 — C. braunii; 3 — C. thermalis.

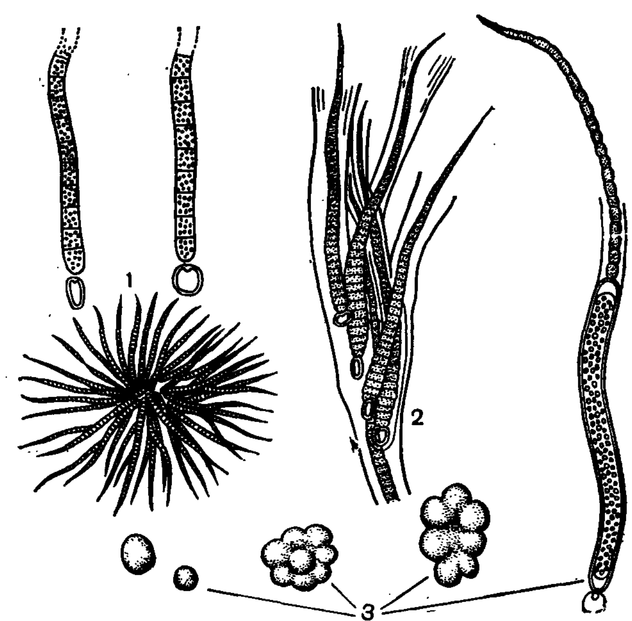


Рис. 58. Ривуляриевые:

1 — Rivularia planctonica, колония (при малом увеличении) и части отдельных нитей с газовыми вакуолями в клетках; 2 — R. coadunata, верхняя часть кустика из полушаровидной колонии; 3 — Gloeotrichia pisum, колонии в натуральную величину и отдельная нить со зрелой спорой.

галища у них очень широкие и с воронковидными слоями. Трихомы однорядные, дерновинки различной формы и величины. Встречаются обычно на орошаемых скалах и на сырой почве. Очень изменчивый вид Sc. crustaceum (рис. 56, *1*) предпочитает известковые субстраты, являясь мощным туфообразователем. Самый распространенный в СССР вид — Sc. mirabile (рис. 56, *2*), живущий на скалах, на мхах, в стоячих водах, озерах и гейзерах, по краям грифонов и в стоках. Sc. alatum (рис. 56, *3*) образует скопления на орошаемых скалах, в небольших водоемах и в бухтах озер. Для него характерны широкие, с неровными краями влагалища и сильно косорасходящаяся слоистость.

Род *толипотрикс* (Tolypothrix) отличается от предыдущего одиночным ложным ветвлением. Встречается в пресной и соленой воде, на орошаемых скалах, в стоячих водоемах и в источниках. Распространенный вид T. tenuis (табл. 3, *12*) и некоторые другие, встречающиеся в воде, ведут сначала прикрепленный образ жизни, потом плавают свободно; обитающие на скалах нередко имеют окрашенную слизь (табл. 2, *8*).

Семейство *ривуляриевых* (Rivulariaceae) объединяет формы с характерными ассиметричными трихомами и нитями, утончающимися от основания к вершине и часто заканчивающимися бесцветным волоском. Гетероцисты у них ба-

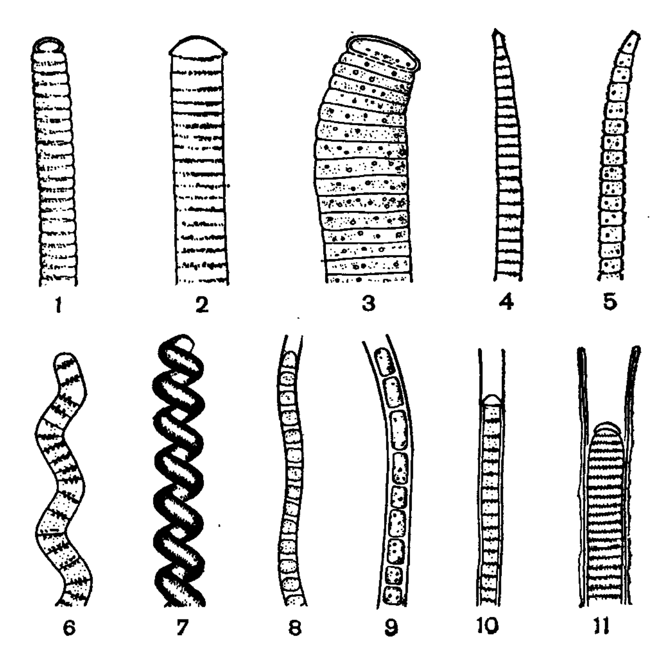


Рис. 59. Осциллаториевые:

1 — Oscillatoria sancta; 2 — O. limosa; 3 — O. princeps; 4 — O. brevis; 5 — O. formosa; 6 — Spirulina jenneri; 7 — S. major; 8 — Phormidium foveolarum; 9 — Ph. molle; 10 — Ph. autumnale; 11 — Lyngbya aestuarii. На всех рисунках изображены концы трихомов и нитей.

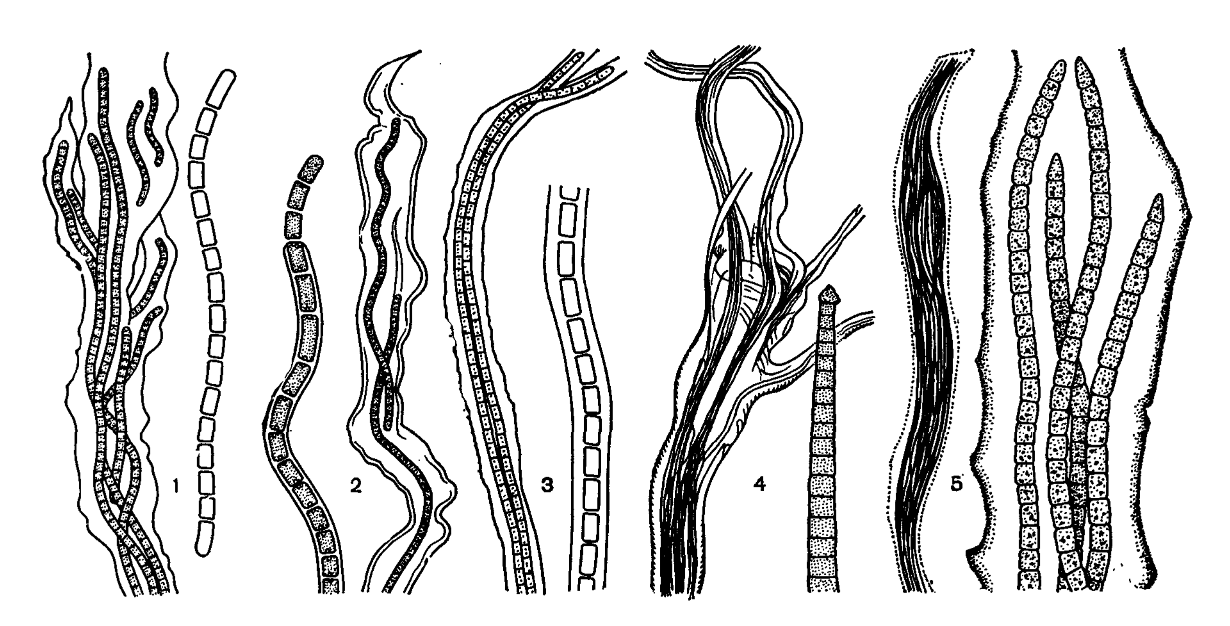


Рис. 60. Осциллаториевые:

1 — Schizothrix lateritia, слоевище и отдельный трихом; 2 — Sch. calcicola, слоевище и молодая нить отдельно; 3 — Sch. lardacea, часть слоевища при малом и большом увеличении; 4 — Microcoleus vaginatus, часть слоевища и конец отдельного трихома; 5 — M. chthonoplastes, часть слоевища при малом и большом увеличении.

зальные, редко интеркалярные. Ветвление ложное. В семействе 4 рода.

Род *калотрикс* (Calothrix) содержит около 100 видов. Нити одиночные или в группах; они образуют налеты или дерновинки, но никогда не слагаются в студенистые сферические колонии. У части видов ветвление скудное или отсутствует вообще. Экологический диапазон видов довольно широк, встречаются эпифитные и эндофитные (в слизи других водорослей) виды, обитатели горячих источников, орошаемых скал и почвы, есть и морские виды. Наиболее известные виды — Calothrix fusca, живущий в слизи водоросли хетофоры, C. braunii — в водоемах на камнях, C. thermalis — в серных источниках (рис. 57, *1—3*) и C. gypsophila (табл. 3, *13*)— очень изменчивый вид с обильным ветвлением и широкими влагалищами, найденный на почве, камнях и скалах, а также в воде.

Водоросли рода *ривулярия* (Rivularia) образуют студенистые полушаровидные или шаровидные колонии, в которых нити располагаются радиально. Некоторые виды инкрустируются известью. Рост нитей происходит в интеркалярной меристемальной зоне. Rivularia planctonica (рис. 58, *1*) обитает в планктоне рек и озер, R. coadunata (рис. 58, *2*)— вид пресноводный и солоноватоводный, его нити имеют сверху воронковидно-расширяющиеся желтые влагалища.

Род *глеотрихия* (Gloeotrichia) внешне похож на Rivularia, но отличается наличием спор. Gloeotrichia natans, Gl. pisum (рис. 58, *3*) живут на растениях или на мертвом субстрате, сначала прикрепляются, потом плавают свободно. Gl. echinulata ведет планктонный образ жизни, вызывая «цветение» воды; клетки у этого вида всегда с газовыми вакуолями (табл. 4, *7*).

ПОРЯДОК ОСЦИЛЛАТОРИЕВЫЕ (OSCILLATORIALES)

Трихомы осциллаториевых не содержат гетероцист и почти всегда лишены спор, они однорядные, с влагалищами или без них, подвижные. В порядке насчитывают от 5 до 11 семейств, некоторые из них с одним видом. Основных семейств 2.

Семейство *осциллаториевых* (Oscillatoriaceae) объединяет роды, представители которых лишены влагалищ или заключают только по одному трихому в каждом влагалище. Ветвление отсутствует.

Род *осциллатория* (Oscillatoria) включает водоросли, у которых трихомы лишены влагалищ, подвижные. В роде более 100 видов, живущих во всевозможных местообитаниях — в морях, в пресной воде, в глубинных слоях воды, содержащих сероводород, в планктоне, иногда вызывая «цветение» воды в холодное время года, и т. д. На дне, по берегам и в илу встречаются O. sancta, O. limosa, O. princeps (рис. 59); последние обитают также в горячих источниках, как и O. chalybea (табл. 3, *14*); некоторые виды образуют налеты на сыром

песке или на почве, например O. brevis, O. formosa (рис. 59, *4*, *5*), а также встречаются в сточных водах.

Род *спирулина* (Spirulina) довольно близок с Oscillatoria, но отличается правильно или неправильно спиральными трихомами. У мелких форм поперечные перегородки бывают совсем незаметными. Широко распространены Spirulina jenneri и S. major (рис. 59, *6*, *7*). Тропический вид S. platensis в настоящее время выращивают как объект массовой культуры.

Род *формидиум* (Phormidium) объединяет около 100 видов, единственным отличием которых от Oscillatoria является мягкое расплывающееся влагалище у нитей, склеивающее их в своеобразные пленчато-кожистые дерновинки. Живут в различных водоемах, в горячих источниках, на почве (в том числе на загрязненной) и в грязной воде. Примерами могут служить Phormidium foveolarum, Ph. molle, Ph. autumnale (рис. 59, *8—10*). Типичный термофил — Ph. laminosum (рис. 42).

Род *лингбия* (Lyngbya) объединяет свыше 100 видов, которые отличаются от представителей вышеприведенных родов наличием крепких слизистых влагалищ у всех нитей. Эти водоросли обитают в одинаковых биотопах с видами вышеназванных групп. В горячих источниках, в пресной и соленой воде широко распространен очень изменчивый вид L. aestuarii (рис. 59, *11*), только в соленых водоемах — L. confervoides (табл. 3, *15*).

Семейство *шизотриксовых* (Schizothrichaceae) отличается от семейства Oscillatoriaceae наличием у его представителей многих трихомов в одном влагалище. Семейство охватывает 6 родов.

Род *шизотрикс* (Schizothrix) наиболее обширен. Он включает около 70 видов, которые живут или в наземных местообитаниях, или в воде, предпочитая текучие воды или район прибоя. Некоторые виды характерны для горячих источников. Наиболее распространены Schizothrix lateritia, Sch. calcicola, Sch. lardacea (рис. 60, *1—3*), среди влажных мхов обычен Sch. friesii (табл. 2, *6*).

Род *микроколеус* (Microcoleus) характерен для водной среды, лишь M. vaginatus (рис. 60, *4*) ведет наземный образ жизни. Почти все виды имеют канатообразно-переплетенные трихомы. В пресных водах наиболее распространен M. chthonoplastes (рис. 60, *5*).

ОТДЕЛ ПИРОФИТОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (PYRROPHYTA)

К отделу пирофитовых относятся весьма своеобразные, преимущественно одноклеточные, интересные в теоретическом и важные в практическом отношении водоросли. Они представляют собой систематически неоднородную группу, объединяющую три довольно обособленных подотдела: хлоромонадофитовые, криптофитовые и динофитовые.

Наиболее существенным, общим для всех пирофитовых водорослей признаком является спинно-брюшное (дорсовентральное) строение их клеток. У громадного большинства представителей этого отдела в строении клеток отчетливо выражены спинная, брюшная и боковые стороны, а также хорошо заметна разница между передним и задним концами (рис. 61 и 62).

Наличие у клеток бороздок является вторым важным признаком для всех пирофитовых. Бороздок может быть две: продольная и поперечная — или одна продольная. Располагается продольная бороздка всегда на брюшной стороне клетки. У представителей с двумя бороздками место их пересечения также приурочено к брюшной стороне клетки (рис. 64 и 65).

Два разных по длине, строению и даже функциям жгутика — третий общий признак для всех подвижных одноклеточных (монадных) форм пирофитовых. Эти жгутики получили разные названия: плавательный и рулевой — у хлоромонадофитовых, передний и задний — у криптофитовых, поперечный и продольный — у динофитовых (рис. 62 и 64).

Другой очень важный отличительной чертой является присутствие у громадного большинства одноклеточных пирофитовых так называемой глотки, обычно имеющей вид мешка, трубы, внутреннего кармана или треугольного резервуара, а также наличие особых, сильно преломляющих свет телец — трихоцист. Последние имеют вид одиночных или многочисленных булавовидных или игловидных образований, располагающихся или в периферическом слое цитоплазмы (у хлоромонадофитовых), или продольными рядами по внутренней поверхности глотки (у криптофитовых), или внутри протопласта (у динофитовых) (рис. 61 и 62).

Особо следует сказать о хлоропластах. По разнообразию их окраски пирофитовым принадлежит первое место среди водорослей. Обычно хлоропласты пирофитовых окрашены в оливковый, бурый или коричневый цвет, нередко наблюдаются желтый, золотистый, красный, реже голубой и синий, а также всевозможные оттенки указанных цветов. Лишь чисто зеленая окраска хлоропластов у них полностью отсутствует. Как и в составе других отделов,

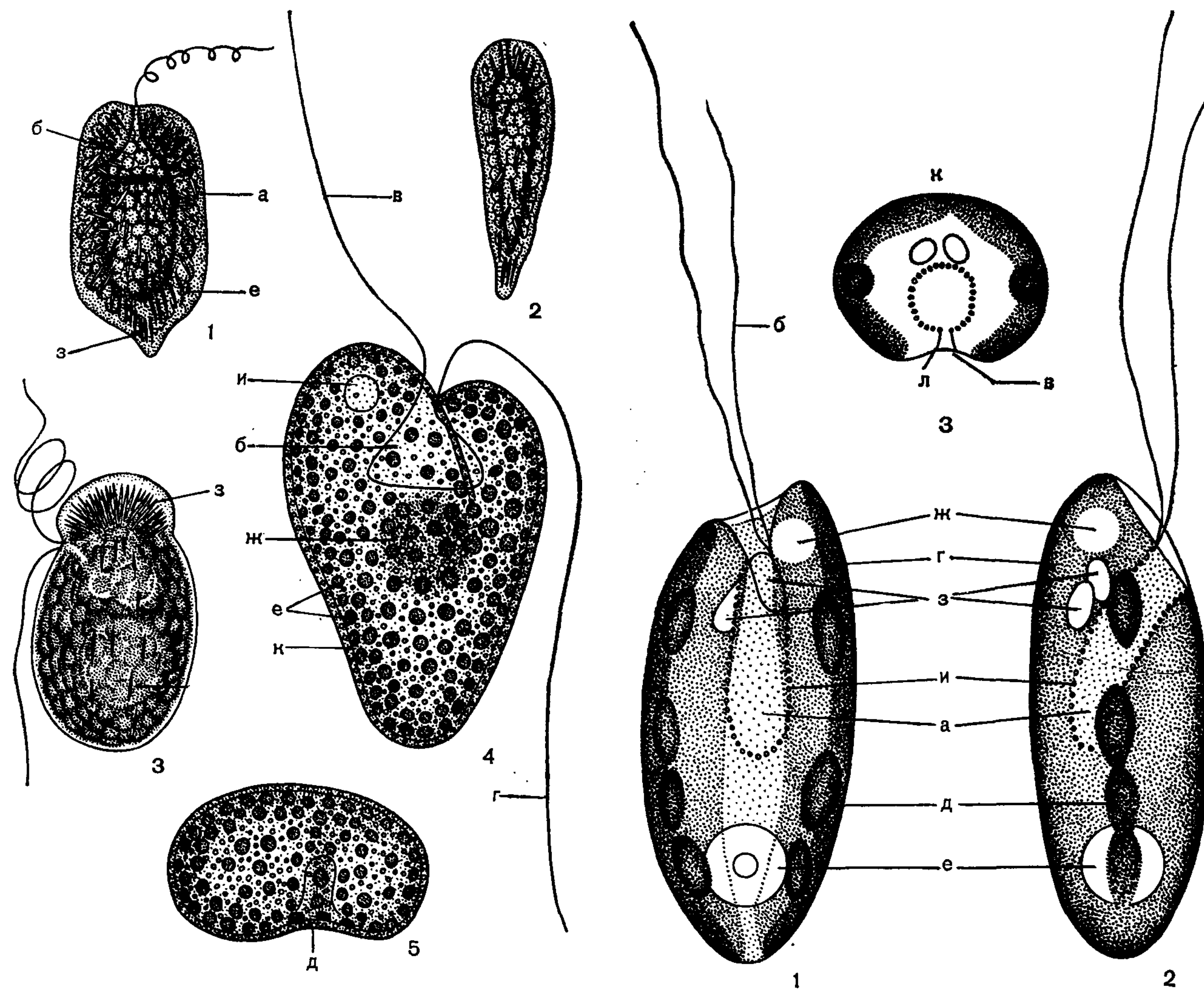


Рис. 61. Хлоромонадофитовые:

1—2 — Gonyostomum semen (*1* — вид клетки со спинной стороны, *2* — вид сбоку); *3* — Merotrichia capitata; *4—5* — Vacuolaria viridis в продольном и поперечном разрезе: *а* — перипласт, *б* — глотка, *в* — жгутик плавательный, *г* — жгутик рулевой, *д* — продольная бороздка, *е* — хлоропласты, *ж* — ядро, *з* — трихоцисты, *и* — пульсирующая вакуоля, *к* — слизистые тельца.

Рис. 62. Три положения клетки криптомонады:

1 — клетка с брюшной стороны; *2* — клетка сбоку; *3* — клетка сверху: *а* — глотка, *б* — жгутики, *в* — продольная бороздка, *г* — хлоропласты, *д* — пиреноид, *е* — ядро, *ж* — пульсирующая вакуоля, *з* — тельца Мопа, *и* — трихоцисты, *к* — спинная сторона, *л* — брюшная сторона.

здесь имеются также и неокрашенные формы (табл. 5, 9).

Громадное большинство пирофитовых водорослей характеризуется жгутиковой (монадной) структурой тела. Именно вследствие этого пирофитовые водоросли зоологи относят к животным — к классу жгутиконосцев типа простейших (Protozoa). Однако наличие у них еще и других, в том числе типично растительных структур в организации тела (пальмеллоидной, коккоидной, нитчатой, а также наиболее примитивной — амебоидной) показывает полное своеобразие этих организмов и необходимость считать их самостоятельным отделом среди водорослей.

Таллом пирофитовых (за исключением рода Dinothrix с нитчатой структурой тела, рис. 63, *8*) является одноклеточным. Колониальные и ценобиальные формы здесь пока не обнаружены.

Строение протопласта в общем простое, но панцирь, имеющийся у многих форм, может быть очень сложным (рис. 64 и 65). Питание автотрофное, реже сапрофитное, иногда смешанное. Продуктом ассимиляции является крахмал или масло, изредка лейкозин и волютин. Размножение в основном вегетативное, путем продольного деления клетки в подвижном состоянии, реже наблюдается бесполое размножение зооспорами и автоспорами. Половой процесс достоверно неизвестен.

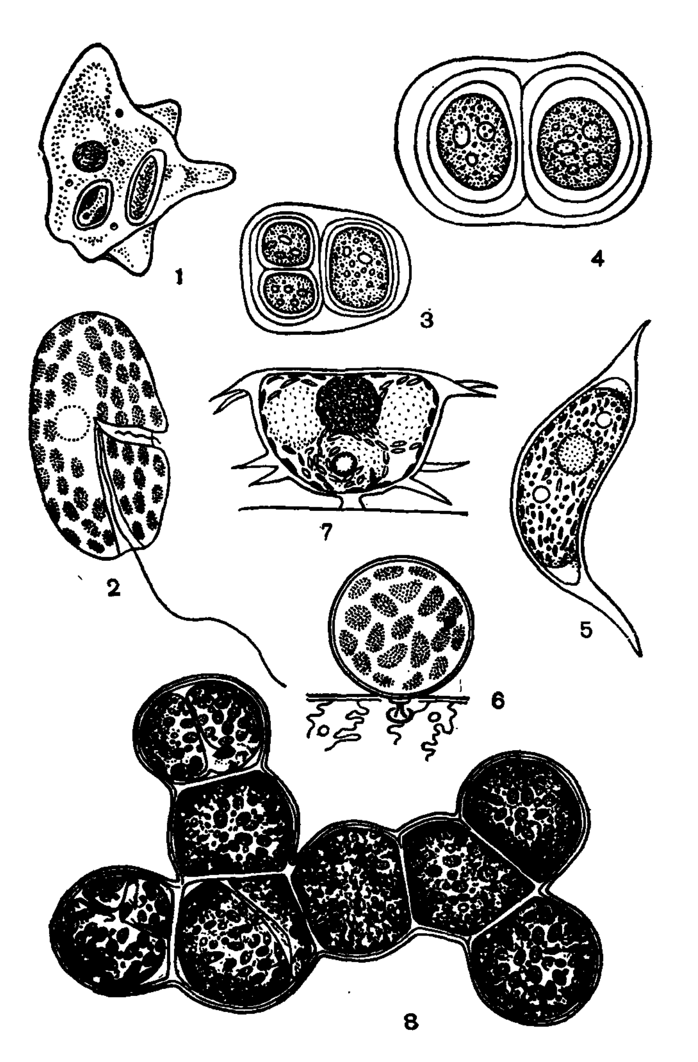


Рис. 63. Основные типы структуры тела у динофитовых:

1 — амебоидная (Dinamoebidium varians); *2* — монадная (Hemidinium nasutum); *3—4* — пальмеллоидная (Gloeodinium montanum); *5—7* — коккоидная (Cystodinium steinii, Stylodinium sphaera, Tetradinium intermedium); *8* — нитчатая (Dinothrix paradoxa).

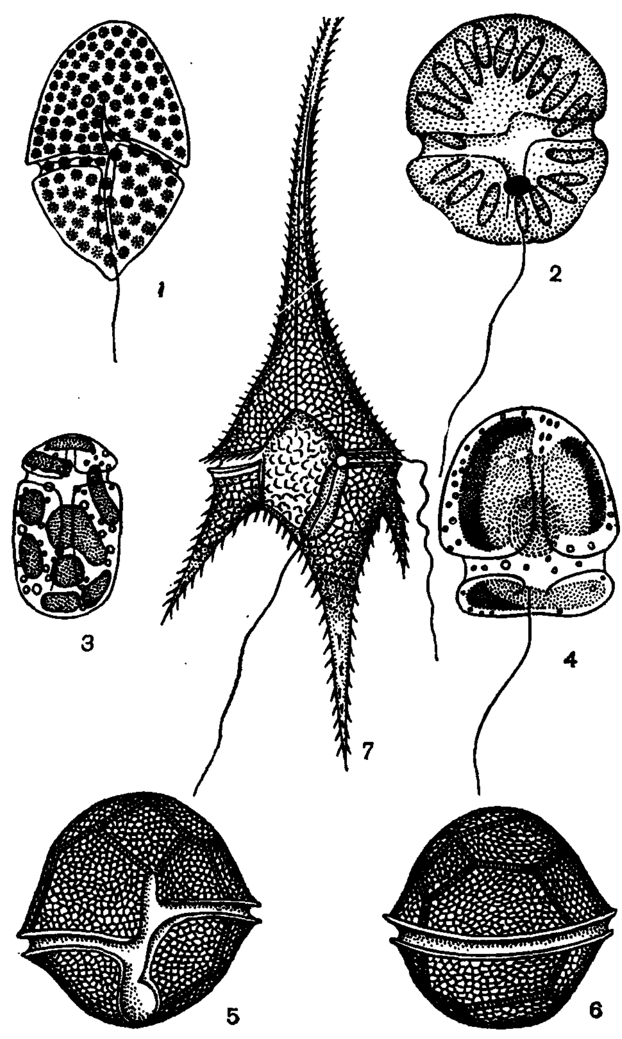


Рис. 64. Пресноводные динофитовые:

1 — Gymnodinium fuscum; *2* — G. paradoxum; *3* — Amphidinium geitleri; *4* — Katodinium planum; *5—6* — Peridinium cinctum; *7* — Ceratium hirundinella.

Пирофитовые водоросли широко распространены в водоемах нашей планеты и обитают как в пресных и солоноватых водах, так и в морях, причем представители каждого из подотделов занимают свои экологические ниши. Хлоромонадофитовые предпочитают естественные водоемы с кислой реакцией среды и встречаются обычно в сфагновых болотах; криптофитовые живут преимущественно в искусственных водоемах — отстойниках, различных прудах (биологических, технических, рыбоводных), обычно с загрязненной водой, реже в водохранилищах и озерах; динофитовые распространены главным образом в чистых пресных водах или в морях.

При сборах и изучении пирофитовых водорослей необходимо помнить, что они очень чувствительны к колебаниям внешних условий. При воздействии на них любым фиксатором клетки многих видов изменяются до неузнаваемости и становятся непригодными для изучения. Поэтому изучать строение клеток многих видов можно лишь на живых объектах.

Практическое значение пирофитовых водорослей заключается прежде всего в их активном участии в круговороте веществ в водоемах. Они способны давать большую биомассу и служат поэтому важным звеном в цепи питания рыб и других гидробионтов, а также играют существенную роль в отложении сапропелей.

Будучи весьма чувствительными к органическим загрязнениям в воде или, наоборот, требуя для своего развития определенного содержания органического вещества в окружающей среде, многие виды пирофитовых водорослей используются в качестве показательных форм сапробности при биологическом анализе воды, т. е. являются так называемыми биоиндикаторами при санитарно-биологической оценке вод. Многие пирофитовые, обитающие в загрязненных и сточных водах, выполняют функцию активных санитаров этих вод, так как принимают участие в процессах их самоочищения. Среди пирофитовых известны и ядовитые формы. Наконец, панцирные формы благодаря окремнению и обызвествлению панциря хорошо сохраняются в осадочных образованиях и, подобно диатомовым, широко используются в геологии и практике поисковых работ для определения

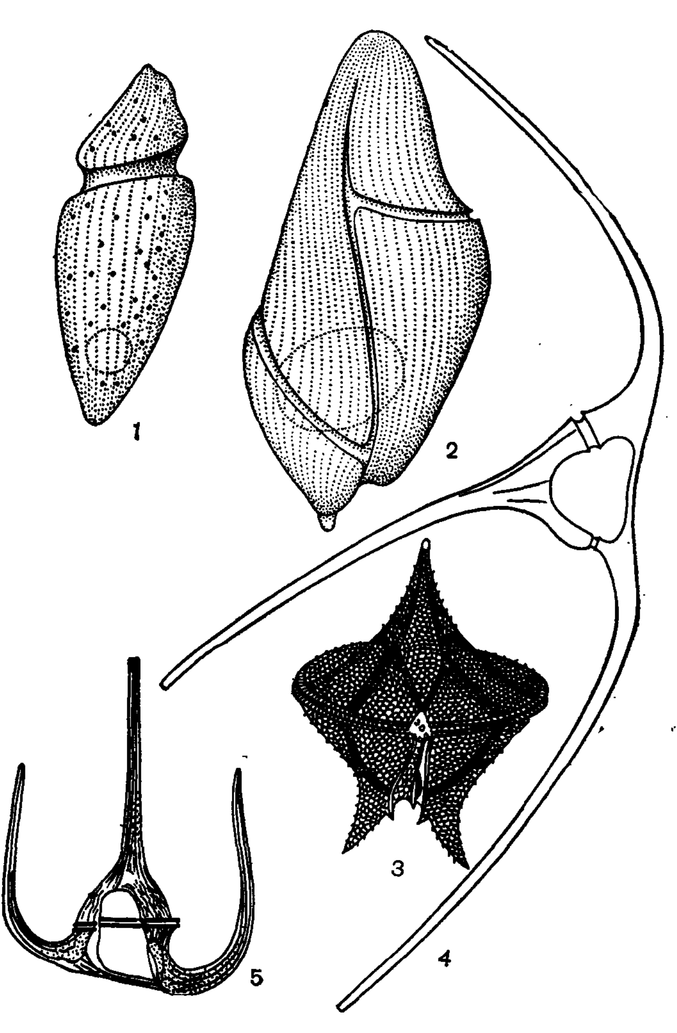


Рис. 65. Морские динофитовые:

1 — Amphidinium extensum; *2* — Gyrodinium nasutum; *3* — Peridinium divergens; *4* — Ceratium arcticum; *5* — C. tripos.

возраста осадочных пород (перидинеи из подотдела динофитовых).

Основываясь на гипотезе амебоидного происхождения растительного мира, можно сравнительно легко вывести пирофитовые от каких-то первичных примитивных амебоидных форм, давших начало также золотистым водорослям. Состав пигментов, продуктов ассимиляции и строение цист указывают на родственные связи между этими двумя отделами. Наличие трихальных форм и своеобразное строение зооспор позволяют предположить некоторое родство между пирофитовыми и бурыми водорослями.

Состав и объем пирофитовых водорослей разные ученые понимают по-разному. Большинство разделяет точку зрения А. Пашера, объединившего в 1914 г. криптофитовые и динофитовые (перидинеи) в отдел (тогда филу) Pyrrophyta. Некоторые выделяют криптофитовых в самостоятельный отдел, сохраняя название Pyrrophyta лишь за динофитовыми. Другие, признавая динофитовые самостоятельным классом, криптофитовых и хлоромонадофитовых относят к жгутиковым невыясненного систематического положения. Мы полагаем, что наиболее удачной является точка зрения, согласно которой под названием Pyrrophyta объединяются в ранге подотделов хлоромонадофитовые, криптофитовые и динофитовые.

Перейдем к последовательному знакомству с этими подотделами.

ПОДОТДЕЛ ХЛОРОМОНАДОФИТОВЫЕ (CHLOROMONADOPHYTINA)

К этому подотделу относятся представители с одноклеточным талломом монадной структуры (рис. 61). Клетки их уплощены в спинно-брюшном направлении. Продольная бороздка всегда тянется вдоль брюшной стороны, в углублении на переднем конце клетки она переходит в треугольную глотку. Из глотки выходят два неодинаковых жгутика. Трихоцисты (рис. 61, *1з*, *3з*) или слизистые тельца (рис. 61, *4к*), расположены в поверхностном слое цитоплазмы. Хлоропласты многочисленные, мелкие, дисковидные, светло-зеленые, между ними — капли масла. Пигментов меньше, чем в других группах, обнаружены только хлорофилл *a*, β-каротин и несколько ксантофиллов. Есть и бесцветные формы. Вакуольный аппарат сложный. Ядро крупное. Запасное вещество — капли жира. Хлоромонадофитовые размножаются исключительно делением. Распространены преимущественно в сфагновых болотах, реже в озерах и других стоячих водоемах.

Типичных представителей подотдела можно обнаружить в свежепринесенной пробе фито-

планктона из сфагнового болота. *Гониостомум семяподобный* (Gonyostomum semen) характеризуется сравнительно крупными, длиной до 100 *мкм*, клетками обратнояйцевидной формы, с хорошо различающимися спинной и брюшной сторонами (рис. 61, *1—2*). При рассматривании медленно движущейся клетки гониостомума под микроскопом внимание привлекает светлый треугольник, расположенный спереди. Это и есть глотка, из которой выходят два довольно сильных, неодинаковой длины жгутика. Один из них, именуемый плавательным, направлен вперед. Вращаясь вокруг продольной оси клетки, как бы ввинчиваясь в воду, он сообщает клетке поступательно-вращательное движение. Второй жгутик назван рулевым. Выйдя из глотки, он загибается вниз под брюшную сторону и тянется вдоль продольной бороздки, нередко выступая сзади за пределы клетки. Двигаясь влево и вправо, он и «ведет» клетку, как кораблик по заданному курсу.

Сбоку, возле треугольной глотки, видна крупная пульсирующая вакуоля, изливающая свой секрет в глотку и снова наполняющаяся благодаря деятельности окружающих ее многочисленных мелких пульсирующих вакуолек. Вращая микрометрическим винтом микроскопа, можно легко увидеть эллипсоидное, очень крупное, диаметром до 20 *мкм* ядро, расположенное почти в центре клетки.

Клетка покрыта очень тонким и прозрачным перипластом, сквозь который хорошо видны капельки масла и многочисленные мелкие дисковидные светло-зеленые хлоропласты. Густо располагаясь в эктоплазме в один сплошной слой, они становятся шестиугольными или многоугольными. Здесь же обнаруживаются многочисленные, тонко-булавовидные, преломляющие свет трихоцисты, расположенные между хлоропластами и торчащие во все стороны. Соприкасаясь во время движения с каким-либо предметом — песчинкой, клеткой или нитью водоросли, трихоцисты выбрасываются в виде длинных слизистых нитей, вызывая этим скачкообразное перемещение клетки в противоположном направлении.

Клетки *меротрихии головчатой* (Merotrichia capitata) характеризуются наличием головчатого переднего конца, усаженного целым пучком радиально расходящихся игловидных трихоцист (рис. 61, *3*). Не имеющая трихоцист *вакуолярия зеленая* (Vacuolaria viridis) имеет вполне «миролюбивый» вид, так как ее клетки способны выделять лишь слизь (рис. 61, *4*, *5*).

Из краткого описания трех наиболее типичных представителей данной группы видно, что хлоромонадофитовые действительно являются весьма своеобразной и четко ограниченной от других группой водорослей.

ПОДОТДЕЛ КРИПТОФИТОВЫЕ (CRYPTOPHYTINA)

Подавляющее большинство представителей этого подотдела характеризуются типичной монадной структурой тела. Таллом у них всегда одноклеточный, и лишь у некоторых видов при размножении могут возникать скопления неподвижных клеток, соединенных слизью. Значительно реже встречаются здесь пальмеллоидная и коккоидная структуры. Первая из них представлена родом *тетрадиниум* (Tetradinium), а вторая — двумя родами — *феококкус* (Phaeococcus) и *феоплакс* (Phaeoplax).

Клетки криптофитовых (рис. 62) дорсовентральные, с выпуклой спинной и плоской или слегка вогнутой брюшной стороной, спереди они обычно косо срезаны, имеют носовидный апикальный вырост над углублением, переходящим внутри клетки в мешковидную глотку, выстланную трихоцистами. Из глотки выходят два неодинаковой длины жгутика, направленные обычно вперед. Бороздка одна, продольная, на брюшной стороне клетки. Хлоропласты обычно крупные, пластинчатые, постенные, по 1—2 в клетке. Они бывают окрашены в самые различные оттенки оливкового, коричневого, бурого, желтого, голубого, синего и красного цветов (табл. 5). Из пигментов здесь обнаружены хлорофилл *a* и хлорофилл *c*, α-каротин, ε-каротин, несколько ксантофиллов (а также, возможно, фикоциании и фикоэритрин). У некоторых видов имеются пиреноиды. Выделительная система простая. Ядро одно, сферическое, небольших размеров. Отличительной особенностью криптофитовых является наличие в клетке одного-двух особых эллипсоидных зерен, так называемых телец Мопа.

Криптофитовые водоросли распространены преимущественно в мелких искусственных и естественных стоячих водоемах, обычно с загрязненной водой. Они нередко встречаются в массовом количестве, вызывая иногда «цветение» воды. Один вид криптофитовых обнаружен в окрашенном снеге. Известны неокрашенные формы, у некоторых из них наблюдаются цианеллы (табл. 5, *7*, *8*).

Криптофитовые насчитывают 5 семейств, объединяющих 14 родов; самым крупным из них является род *криптомонас* (Cryptomonas), содержащий свыше 50 видов.

Познакомимся ближе с некоторыми представителями криптофитовых.

Поздней осенью, когда с понижением температуры в естественных водоемах активная жизнь водорослей угасает, в искусственных водоемах очистных сооружений сахарных за-

водов и городской канализации она продолжает бурлить. Рассмотришь под микроскопом каплю живого фитопланктона и не поверишь своим глазам: на дворе ноябрь или декабрь, а активная жизнедеятельность водорослей в разгаре, особенно видов криптомонад. Здесь, в массе стремительно перемещающихся, прыгающих в разных направлениях криптомонад, обычно хорошо выделяются крупные, длиной до 60 *мкм* клетки *криптомонаса искривленного* (Cryptomonas curvata). При подсыхании препарата движение клеток прекращается, и можно увидеть все детали строения клеток этого вида (табл. 5,*5*).

Из криптофитовых, обитающих в чистых водах, интересен *криптомонас плоскохвостый* (Cryptomonas platyuris). Живет он в озерах и других стоячих водоемах, но встречается также в бассейнах оранжерей ботанических садов, где нередко развивается в большом количестве. Там его и можно обнаружить в течение всего года. Он отличается от других видов рода уплощенным задним концом, который, как рулевое весло, качаясь из стороны в сторону, способствует передвижению клетки в толще воды (табл. 5, *6*).

Не имея существенных отличий в строении клетки, представители других родов криптофитовых очень хорошо различаются окраской хлоропластов. Так, виды рода *родомонас* (Rhodomonas) характеризуются темно-красным или ярко-красным цветом хлоропластов, рода *хроомонас* (Chroomonas) — синей, рода *цианомонас* (Cyanomonas) — сине-зеленой, а рода *криптохризис* (Cryptochrysis) — бурой окраской хлоропластов (табл. 5, *1—4*).

Из неокрашенных форм, обладающих цианеллами, заслуживает внимания род *цианофора* (Cyanophora), включающий два вида: C. paradoxa с одной и C. tetracyana с четырьмя цианеллами (табл. 5, *7* и *8*). Представителем неокрашенных форм, не имеющих цианелл, может служить *хиломонас* (Chilomonas paramaecium), повсеместно распространенный в загрязненных водах, нередко в навозной жиже (табл. 5, *9*).

ПОДОТДЕЛ ДИНОФИТОВЫЕ (DINOPHYTINA)

Это наиболее крупный и очень полиморфный подотдел пирофитовых водорослей. Он объединяет представителей 5 типов морфологической структуры: амебоидной, монадной, пальмеллоидной, коккоидной и нитчатой (рис. 63). Коккоидная структура представлена довольно богато; амебоидная, пальмеллоидная и нитчатая одним монотипным родом каждая; монадная структура, как и в двух рассмотренных ранее подотделах, здесь является доминирующей.

Многие монадные формы (их часто называют динофлагеллатами или перидинеями) снабжены панцирем.

Панцирь у динофитовых всегда дорсовентральный, с двумя бороздками, из них поперечная делит его на две равные (рис. 64, *1—2*) или неравные (рис. 64, *3—4*) части — верхнюю (э п и в а л ь в у) и нижнюю (г и п о в а л ь в у), состоящие из пластинок, соединенных швами (рис. 64, *5—6*). У неподвижных форм имеется настоящая двухслойная целлюлозная оболочка (рис. 63, *8*); у амебоидных форм — перипласт, формирующий псевдоподии (рис. 63, *1*).

У монадных форм всегда два неравных жгутика: поперечный в виде волнистой уплощенной ленты, который лежит в поперечной бороздке и сообщает клетке вращательное движение вокруг продольной оси, и нитевидный продольный жгутик, который тянется вдоль продольной бороздки и определяет поступательное движение клетки вперед (рис. 64, *1*, *2*, *4*).

Хлоропласты у динофитовых обычно многочисленные, мелкие, дисковидные, реже эллипсоидные или лентовидные (рис. 64, *1—4*), окрашенные в темно- или светло-бурый, золотистый, желтый, реже зеленоватый и сине-зеленый цвет. Из пигментов здесь обнаружены хлорофилл *a* и хлорофилл *c*, β-каротин и пять ксантофиллов. Ядро одно, обычно крупных размеров. Основным продуктом фотосинтеза является масло. У некоторых динофитовых водорослей обнаружены трихоцисты.

Монадные формы размножаются делением панциря на две более или менее равные части, каждая из которых позже вырабатывает недостающую половину. У коккоидных, пальмеллоидных и трихальных форм, кроме деления клеток, наблюдается образование зооспор, напоминающих подвижные клетки гимнодиниума с системой бороздок и глазком; реже образуются автоспоры. Указания на половой процесс малодостоверны и требуют дополнительного подтверждения. У динофитовых нередко наблюдаются толстостенные долговечные (до 16 лет) цисты.

Динофитовые водоросли обитают преимущественно в чистых пресных или соленых водах, встречаются обычно в холодную пору года; известны криофилы, обитающие в снегу и придающие ему органогенную окраску. Развиваясь в массовых количествах, некоторые виды вызывают «цветение» воды.

Перейдем к знакомству с некоторыми представителями пресноводных динофитовых.

Ранней весной, после таяния снега, повышается уровень воды в многочисленных небольших и незаметных летом стоячих водоемах, в канавах, пойменных озерах и сфагновых болотах. Вода в них еще мутная от взвесей и кажется совсем лишенной жизни. Но это не так.

Если рассмотреть под микроскопом капельку воды, взятой из сфагнового болотца и пропущенной через центрифугу, то окажется, что она далеко не безжизненна. В этой сгущенной капельке фитопланктона вы увидите окрашенных представителей холодолюбивых форм водорослей. Здесь будут и представители золотистых, как светлячки, отражающие лучи света, и быстро проносящиеся оливковые, синие или голубые клетки криптофитовых, и темно-коричневые клетки суетящихся динофитовых водорослей. Когда препарат постепенно прогреется и подсохнет, кипучая жизнь в нем замедляется. Теперь можно подробнее познакомиться с обитателями капельки. Привлекают внимание желто-коричневые клеточки, у которых верхняя половинка панциря — эпивальва — широко округлая, а нижняя половинка — гиповальва — обратно-остро-коническая (рис. 64, *1*). Это *гимнодиниум темный* (Gymnodinium fuscum). При вращении его клетки вокруг продольной оси тела заметны поперечная и продольная бороздки, а в месте их пересечения — выход двух жгутиков. Один из них тянется вдоль продольной бороздки и, качаясь из стороны в сторону, как мышиный хвостик, продвигает клетку вперед. Второй жгутик расположен в поперечной бороздке и, спирально извиваясь, сообщает клетке вращательное движение вокруг продольной оси. Благодаря усилиям этих двух жгутиков клетка гимнодиниума очень быстро передвигается в толще воды.

В спокойно лежащей клетке хорошо видны многочисленные мелкие, коричневатые хлоропласты, расположенные обычно сплошным слоем по периферии протопласта (рис. 64, *1*). Вращая микрометрический винт, можно увидеть в центре клетки ядро и капельки масла.

В пробе фитопланктона встречаются и другие представители этого большого рода, например *гимнодиниум парадоксальный* (G. paradoxum) с хорошо заметным крупным красным глазком (рис. 64, *2*). Нередко встречаются также представители других родов — амфидиниум и катодиниум (рис. 64, *3*, *4*).

Из крупных панцирных форм в зимних и ранневесенних пробах фитопланктона нередко попадается *перидиниум опоясанный* (Peridinium cinctum). Его аккуратный, шаровидный коричневый панцирь состоит из постоянного числа пластинок, определенным образом соединенных широкими поперечнополосатыми швами (рис. 64, *5—6*). Перед жарким летом или сильными морозами, когда начинается цистообразование, перидиниум опоясанный сбрасывает жгутики, его протопласт внутри панциря сжимается, покрывается несколькими толстыми слоистыми оболочками, и он опускается на дно водоема. После периода покоя его содержимое делится и дает молодые подвижные клеточки. Вначале они бледно-желтые, почти голые, с тонким и прозрачным панцирем, но вскоре их протопласт увеличивается в объеме, швы панциря разрастаются, пластинки становятся скульптурированными, окрашиваются солями железа в коричневый цвет — и панцирь взрослой особи готов.

Теплолюбивых панцирных форм динофитовых водорослей сравнительно мало. Типичным представителем их является *церациум ласточковый* (Ceratium hirundinella). Панцирь его характеризуется наличием выростов, или рогов: одного длинного переднего, или апикального (на эпивальве), и двух-трех коротких задних, антапикальных (на гиповальве). При движении клетки панцирь ее с вытянутым вперед апикальным и более или менее раздвинутыми антапикальными рогами очень напоминает тело летящей ласточки, что и послужило поводом для видового названия водоросли (рис. 64, *7*).

Часто развиваясь в массовом количестве, этот вид вызывает «цветение» воды, придавая ей буровато-белесую окраску. Это явление можно наблюдать летом в заводях и пойменных озерах рек Украины. Цветущие там в это время белые кувшинки на фоне буровато-белесой водной глади выглядят необычайно эффектно.

Особенно большого морфологического разнообразия достигают панцири морских видов динофитовых водорослей монадной структуры (рис. 65).

Пальмеллоидную структуру тела имеет *глеодиниум горный* (Gloeodinium montanum), встречающийся в озерах и сфагновых болотах. Клетки его неподвижны и находятся внутри слизистой слоистой оболочки (рис. 63, *3*, *4*). Размножаясь простым делением, они могут давать значительные слизистые скопления.

В коккоидной группе динофитовых наиболее богато представлен род *цистодиниум* (Cystodinium). В весенней пробе фитопланктона из сфагнового болота мы можем найти одиночные коричневатые клетки полулунной формы — это *цистодиниум Штейна* (Cystodinium steinii, рис. 63, *5*). В отличие от мечущихся в препарате монадных форм динофитовых это неподвижно лежащие клетки.

Когда наступает время размножения, содержимое каждой клетки делится; в результате образуются две крохотные, аккуратные зооспоры. Они покидают материнскую оболочку,

некоторое время плавают, а затем сбрасывают жгутики и, разрастаясь в длину, снова развиваются в полулунную клетку. Перед наступлением зимы последние в серии летних поколений клетки формируют толстую, многослойную оболочку и опускаются на дно. После зимнего покоя, навстречу весенним солнечным лучам выплывают развившиеся внутри цист зооспоры — родоначальницы новых летних поколений. И все повторяется сначала.

Сходный цикл развития имеют и прикрепленные формы коккоидной структуры из родов *стилодиниум* (Stylodinium, рис. 63, *6*) и *тетрадиниум* (Tetradinium, рис. 63, *7*).

Наконец, интересен *динотрикс парадоксальный* (Dinothrix paradoxa) с нитчатой структурой тела (рис. 63, *8*, *9*). Это типичный представитель многоклеточных динофитовых, таллом которых разрастается, как и у нитчатых форм других отделов, в результате деления клеток. При бесполом размножении этой водоросли возникают зооспоры, напоминающие подвижные вегетативные клетки представителей рода гимнодиниум.

ОТДЕЛ ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHRYSOPHYTA)

К отделу золотистых относятся водоросли, преимущественно микроскопические, хлоропласты которых окрашены в золотисто-желтый цвет. Из пигментов здесь обнаружены хлорофилл *a*, однажды — хлорофилл *e* и много каротиноидов, в том числе каротин и несколько ксантофиллов, больше всего золотистого фукоксантина. В зависимости от соотношения этих пигментов окраска золотистых водорослей может приобретать различные оттенки: от чисто-золотисто-желтой до зеленовато-желтой и зеленовато-бурой.

Необычайно красочную картину представляют живые клетки золотистых водорослей при рассматривании их в ярко освещенном поле зрения микроскопа,— как будто каждая из них отражает солнечный лучик. Однако при отмирании клеток золотистая окраска хроматофоров исчезает и они становятся зелеными в связи с растворением в воде желтых пигментов и демаскировкой хлорофилла.

В процессе фотосинтеза в клетках золотистых водорослей вместо крахмала вырабатывается особый углевод — лейкозин.

Распространены золотистые водоросли по всему земному шару, но чаще встречаются в умеренных широтах. Живут преимущественно в чистых пресных водах и особенно характерны для кислых вод сфагновых болот. Небольшое число их обитает в морях и соленых озерах, значительно реже встречаются они в загрязненных водах. В почвах представлены единичными видами.

Развиваются золотистые водоросли обычно в холодную пору года: ранней весной, поздней осенью и зимой. Большинство золотистых водорослей — типичные представители планктона, в основном это активные планктеры (рис. 68, *4—8*, 69, *1*,*4*). Некоторые живут в поверхностной пленке натяжения воды, будучи представителями нейстона (рис. 68, *1—3*). Среди золотистых водорослей много эпифитных форм (рис. 74), реже встречаются собственно бентосные формы (рис. 73).

Золотистые водоросли характеризуются большим морфологическим разнообразием. В пределах этой группы представлены почти все основные типы структуры тела водорослей: амебоидная, монадная, пальмеллоидная, коккоидная, нитчатая, разнонитчатая и даже пластинчатая (табл. 6).

Золотистые водоросли бывают одноклеточными (рис. 66 и 68), колониальными (рис. 67 и 69) и многоклеточными (рис. 75). Кроме того, среди них имеется один очень своеобразный представитель с многоядерным талломом в виде голого плазмодия (рис. 67, *3—5*).

Независимо от общего уровня организации тела внутреннее строение клетки золотистых водорослей весьма однотипно (рис. 68,*4*). В протопласте размещается обычно один или два постенных корытовидных хлоропласта, на которых у некоторых видов можно обнаружить красный глазок или трудно различимый голый пиреноид. Ядро одно, обычно небольших размеров, заметное только после обработки клетки специальными красителями. У некоторых видов, обычно в морфологически передней части клетки, имеется одна или две пульсирующие вакуоли.

В отличие от внутреннего содержимого покровные части клетки у золотистых водорослей обнаруживают исключительное разнообразие. У простейших представителей отдела клетка покрыта нежным периппластом, позволяющим ей производить выпячивания, получившие в зависимости от их формы названия ризоподий, псевдоподий или аксоподий (рис. 66). У большинства золотистых водорослей перипласт более плотный и клетка имеет постоянную форму. Многие виды снабжены жгутиками, строение, число, размеры и расположение которых имеет важное систематическое значение. У высоко организованных представи-

телей отдела клетки покрыты настоящей целлюлозной, обычно двухконтурной оболочкой. У многих видов протопласт клетки находится в «домике» (рис. 68, *6—8*) или покрыт панцирем, состоящим из чешуек, несущих на себе шипы или иглы (рис. 68, *5*; табл. 7).

Размножаются золотистые водоросли простым делением клетки (рис. 66, *4*), а также путем распада колоний или многоклеточного таллома на отдельные части. Наблюдается также бесполое размножение при помощи одножгутиковых или двужгутиковых зооспор (рис. 68, *3*; 73, *2*; 75, *1*, *2*), реже амебоидов (рис. 67, *5*) или автоспор. Известен также половой процесс в виде типичной изогамии, хологамии или автогамии. В результате полового процесса образуются очень разнообразные по характеру скульптурированности оболочки эндогенные кремнистые цисты (рис. 68, *2*; 73, *3*), которые помогают золотистым водорослям переживать неблагоприятные условия.

Значение золотистых водорослей как фототрофных организмов заключается прежде всего в создании первичной продукции в водоемах и в участии их в цепи питания гидробионтов, в том числе и рыб. Большую роль они играют также в улучшении газового режима водоемов и в образовании отложений сапропеля.

Некоторые виды из родов Mallomonas, Synura, Dinobryon могут вызывать «цветение» воды, придавая ей запах рыбьего жира и ухудшая ее питьевые и технические качества. Особенно тяжелые последствия для рыбных хозяйств имеет «цветение» рыбоводных прудов, вызываемое массовым развитием токсического вида *примнезиума маленького* (Prymnesium parvum).

В соответствии с новейшими данными отдел золотистых водорослей (Chrysophyta) делят на 5 классов: хризоподовые (Chrysopodophyceae), хризомонадовые (Chrysomonadophyceae), хризокапсовые (Chrysocapsophyceae), хризосферовые (Chrysosphaerophyceae) и хризотриховые (Chrysotrichophyceae).

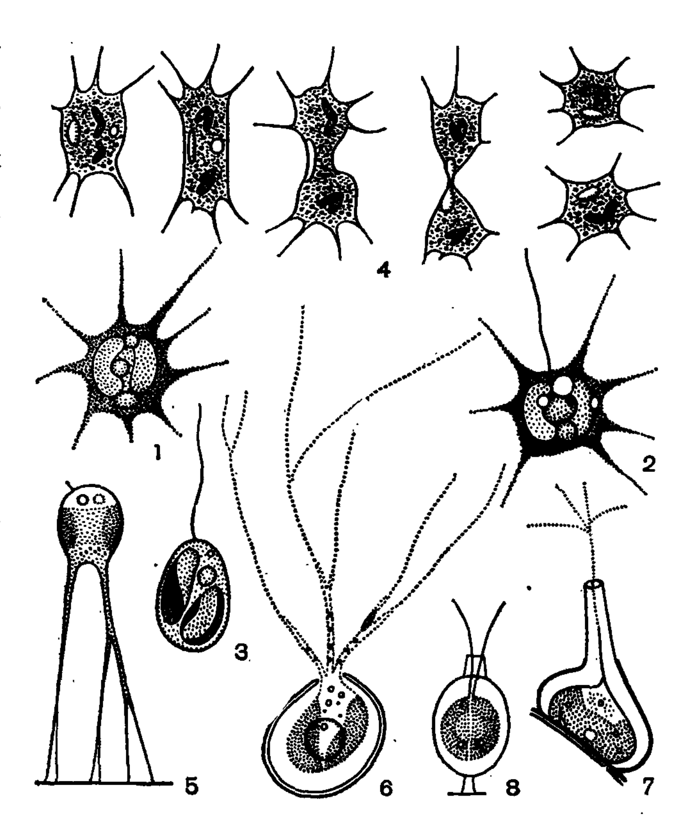


Рис. 66. Одноклеточные хризоподовые:

1—4 — Chrysamoeba radians (*1* — ризоподиальное состояние, *2* — клетка с зачаточным жгутиком, *3* — монадная стадия, *4* — стадии деления клетки); *5* — Stipitochrysis monorhiza; *6* — Eleutheropyxis arachne; *7* — Lagynion cystodinii; *8* — Derepyxis anomala.

КЛАСС ХРИЗОПОДОВЫЕ (CHRYSOPODOPHYCEAE)

К классу хризоподовых относят наиболее просто устроенных представителей золотистых водорослей. Характерной особенностью организации их тела является наличие перипласта — тонкой и нежной оболочки, позволяющей клетке изменять свою форму и образовывать выпячивания. Это типичные представители амебоидной (ризоподиальной) структуры. Несмотря на примитивность такой организации тела, хризоподовые в морфологическом отношении очень разнообразны. Это проявляется главным образом в характере выпячиваний, строении «домиков» и колоний. Класс хризоподовых включает свыше 30 родов.

Хризоподовые представлены одноклеточными, колониальными и плазмодиальными формами. Все они микроскопических размеров, свободно плавают или прикрепляются к субстрату. Обитают почти исключительно в пресных водах, где встречаются в планктоне, обрастаниях, а также в нейстоне и бентосе, на частичках детрита.

Класс хризоподовых подразделяют обычно на три порядка и шесть семейств. Из них наиболее просто устроены *хризамебовые*. К рассмотрению одного из наиболее типичных представителей этого семейства мы и перейдем. Примером может служить *хризамеба лучистая* (Chrysamoeba radians), одиночные клетки которой можно обнаружить в планктоне рек, озер, стариц и болот, а также в заболоченных и сильно заросших высшей водной растительностью канавах, прудах и в других небольших стоячих водоемах.

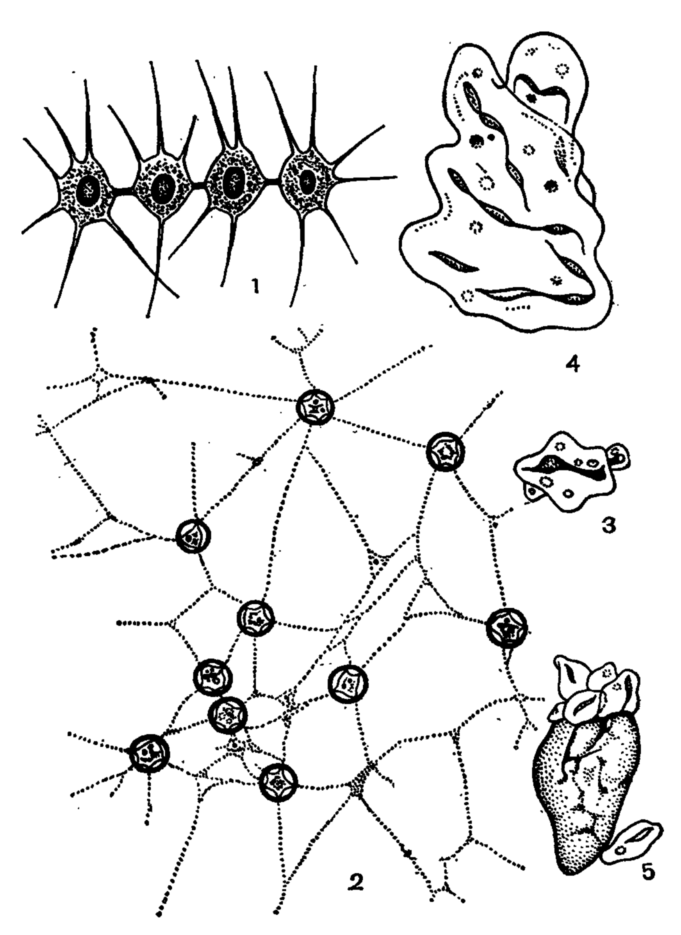


Рис. 67. Колониальные хризоподовые:

1 — Chrysidiastrum catenatum; *2* — Heliapsis mutabillis, ризоподии выходят через поры в стенке «домиков»; *3—5* — Myxochrysis paradoxa (*3* — молодой, *4* — взрослый плазмодий, *5* — образование амебоидов).

Клетки хризамебы в очертаниях округлые, диаметром до 17 *мкм*. Рассматривая живую хризамебу под микроскопом (рис. 66, *1—4*), можно легко увидеть по периферии клетки неразветвленные, утолщенные у основания ризоподии, по длине равные примерно диаметру клетки. Эти ризоподии на глазах у наблюдателя меняют свою форму: удлиняются и становятся тонкими или, наоборот, утолщаются за счет сокращения длины, они могут исчезать совсем или возникать вновь. За счет этих изменений происходит перемещение клетки по субстрату.

В цитоплазме клетки видны два постенных корытовидных бледно окрашенных в светло-желтый цвет хлоропласта. Между ними, в центральной части клетки, лежит обычно одна крупная блестящая глыбка лейкозина. Освещенная в препарате, она, подобно призме, преломляет свет и воспринимается наблюдателем как миниатюрный голубой фонарик, освещающий изнутри хлоропласты.

В периферическом слое цитоплазмы в одном-двух, реже трех местах обнаруживаются небольшие светлые пузырьки, которые появляются, постепенно увеличиваются до определенных размеров, исчезают и снова появляются. Это пульсирующие вакуоли, выполняющие в клетке функцию выделительной системы и осуществляющие осморегуляцию.

Хризамеба относится к одноядерным организмам, но в живой клетке мы ядра не увидим. Для того чтобы его увидеть, необходимо применить специальные красители. Ядро хризамебы имеет небольшие размеры и расположено в углублении одного из хлоропластов.

Живая клетка хризамебы имеет зачаточный жгутик, причем основание его приурочено именно к тому месту в клетке, где расположено ядро. При движении хризамебы по субстрату зачаточный жгутик обычно находится на самой возвышенной, обращенной к наблюдателю части клетки, т. е. направлен вверх, и, находясь в движении, малозаметен среди многочисленных ризоподий.

В процессе своей жизнедеятельности хризамеба лучистая может временно переходить в монадную стадию. Перед этим клетка прекращает движение, постепенно втягивает внутрь ризоподии, увеличивается в размерах и становится яйцевидной или шаровидной. Невтянутым оказывается лишь зачаточный жгутик, расположенный на более узком светлом конце клетки (рис. 66, *3*). Слегка удлиняясь и продолжая вращаться, жгутик набирает силу и становится на время единственным аппаратом движения. Клетка хризамебы отрывается от субстрата и отправляется в путешествие в толще воды. Быть может, в естественных условиях эта прогулка и продолжительна, но в препарате под микроскопом она весьма кратковременна, исчисляется минутами. Здесь клетка быстро замедляет движение, теряет округлую форму, на ее поверхности появляются выпячивания, она оседает на предметное стекло и. расплывается, как капля жидко заваренного крахмала. И снова начинается ее медленное передвижение по субстрату в ту сторону, куда направлена бóльшая часть возникающих ризоподий.

Размножается хризамеба лучистая вегетативно, путем простого деления клетки надвое (рис. 66, *4*). Деление происходит во время движения клетки и протекает довольно быстро, примерно в течение 5—15 *мин*, при этом на короткое время могут возникать скопления, включающие от 2 до 20 хризамеб. Последние, не будучи соединены плазмодесмами, вскоре расползаются в разные стороны и живут как самостоятельные одноклеточные организмы. Интересно, что в процессе деления могут появ-

ляться и бесцветные хризамебы, без хлоропластов. Объясняется это тем, что темпы деления клеток иногда обгоняют темпы размножения хлоропластов в пределах клетки, в силу чего одна из дочерних клеток, появившихся в процессе деления, оказывается лишенной хлоропластов. Такой же результат может получиться, если плоскость деления материнской клетки окажется смещенной и не разъединит хлоропласты. Это один из частных путей возникновения бесцветных форм, которые встречаются почти во всех отделах водорослей.

Кроме рода хризамеба, насчитывающего в настоящее время около двух десятков видов, в пределах класса хризоподовых известны другие роды, включающие одноклеточные свободноплавающие и прикрепленные (рис. 66, *5*) формы. Имеются виды, клетки которых сидят в «домике» (рис. 66, *6*). Последний может быть сидячим (рис. 66, *7*), на коротком (рис. 66, *8*) или длинном стебельке.

У колониальных форм хризоподовых при вегетативном размножении клетки не расходятся, а остаются соединенными плазмодесмами в колонии в виде цепочки (рис. 67, *1*) или сеточки (табл. 6, *2*). Клетки такой колонии могут иметь «домики» (рис. 67, *2*).

Плазмодиальные формы среди хризоподовых представлены одним родом с единственным видом *миксохризис парадоксальный* (Myxochrysis paradoxa), вегетативное тело которого — голая протоплазма с многочисленными ядрами и хлоропластами в ней (рис. 67, *3—5*). Такие плазмодии образуются путем слияния многих отдельных амеб в одну общую массу.

КЛАСС ХРИЗОМОНАДОВЫЕ (CHRYSOMONADOPHYCEAE)

К классу хризомонадовых относят представителей с монадной (жгутиковой) структурой тела. Характерной их особенностью является наличие жгутиков, позволяющих им активно передвигаться в толще воды и находиться во взвешенном состоянии. Большинство из них — типичные активные планктеры и лишь некоторые ведут прикрепленный образ жизни.

Клетки хризомонадовых (рис. 68) обычно снабжены одним или двумя жгутиками. В последнем случае жгутики неравной длины, лишь у немногих представителей оба жгутика одинаковые.

Имеются виды с тремя разными жгутиками, или жгутиков может быть четыре в виде двух неодинаковых пар.

В этом классе наблюдается очень большое морфологическое разнообразие, заставившее поделить его на 3 самостоятельных подкласса:

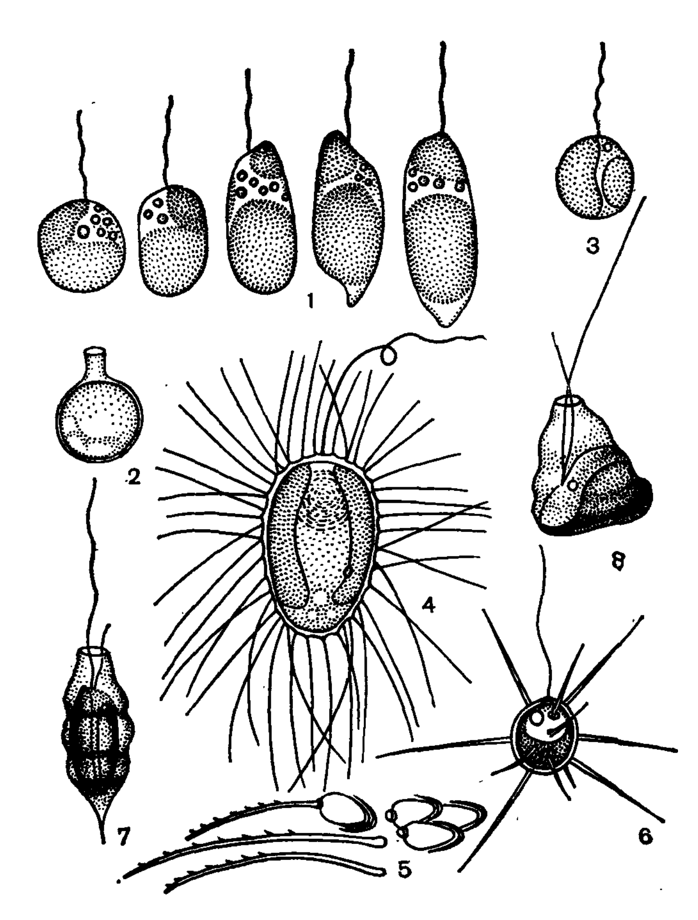


Рис. 68. Одноклеточные хризомонадовые:

1—3 — Chromulina rosanoffii (*1* — метаболия клетки, в н и з у — глыбка лейкозина, в в е р х у — хлоропласт, *2* — циста, *3* — зооспора, вышедшая из цисты); *4 — 5* — Mallomonas denticulata (*4* — клетка, в в е р х у — крупное ядро, по б о к а м — хлоропласты, в н и з у — пульсирующие вакуоли, *5* — чешуйки и иглы панциря); *6* — Chrysococcus radiatus; *7* — Pseudokephyrion acutum; *8* — P. elegans.

собственно хризомонадовые, или *хризомонады* (Chrysomonadophycidae), *кокколитофориды* (Coccolithophoridophycidae) и *силикофлагеллаты* (Silicoflagellatophycidae). Однако следует заметить, что, несмотря на это многообразие, преобладание жгутиковых форм в классе хризомонадовых дало зоологам повод относить золотистые водоросли к животному царству и помещать их в составе общего класса жгутиконосцев в пределы типа простейших (Protozoa). Как уже указывалось (ср. отдел «Пирофитовые водоросли»), согласиться с этим нельзя.

ПОДКЛАСС ХРИЗОМОНАДЫ (CHRYSOMONADOPHYCIDAE)

Рассмотрим более подробно одного из наиболее известных и хорошо изученных представителей современных хризомонад, относящегося к роду *хромулина*.

Chromulina rosanoffii (рис. 68, *1—3*) обитает в озерах, прудах, сфагновых болотах, старицах рек, цементированных бассейнах оранжерей ботанических садов, в канавах и других стоячих водоемах. Ее можно найти в открытых плесах и среди зарослей, причем часто в массовом количестве и на протяжении всего года. Это типичный представитель планктона, но очень хорошо представленный и в нейстоне. Крохотные клетки хромулины, не превышающие 10 *мкм* в длину, способны осуществлять весь цикл своего развития в поверхностной пленке натяжения воды. При массовом развитии клеток хромулины вода в водоеме окрашивается в желто-коричневый цвет. Подсчеты показали, что на 1 *мм*^{2} такой пленки может приходиться около 23 000 клеток хромулины.

Хромулина очень хорошо выдерживает лабораторные условия, может успешно жить и развиваться в накрытых стеклянными крышками кристаллизаторах, наполненных на две трети водой из водоема и поставленных на северное окно комнаты.

Препараты для изучения хромулины легко сделать, наложив зажатое пинцетом покровное стеклышко на поверхность воды в кристаллизаторе: клетки хромулины прилипают к стеклышку, которым и закрывают каплю воды на предметном стекле.

Под микроскопом при малом увеличении можно увидеть множество двигающихся точек. При большом увеличении уже приходится быстро передвигать препарат, гоняясь за одной клеткой.



Рис. 69. Колониальные хризомонадовые:

1 — шаровидная колония Uroglenopsis americana; *2* — колония на слизистых ножках Chrysodendron ramosum; *3* — кустистая прикрепленная колония Hyalobryon ramosum; *4* — кустистая свободноплавающая колония Dinobryon divergens.

Детали строения тела хромулины необходимо изучать при иммерсии (иммерсия — введение между объективом микроскопа и рассматриваемым предметом жидкости для увеличения разрешающей способности микроскопа) на временно приостановившейся или приклеившейся к предметному стеклу клетке.

Под микроскопом видно, что клетка хромулины не расплывается, как это наблюдалось у хризамебы, не возникают у нее и ризоподии. Здесь протопласт покрыт более плотным периппластом, придающим клетке более или менее определенную форму. Клетка способна лишь в небольших пределах изменять свою форму (метаболировать) от шаровидной до яйцевидной (рис. 68, *1*).

Внутри клетки хромулины имеются уже известные нам органеллы: хлоропласт, пульсирующие вакуоли, а после окраски становится заметным и ядро. На морфологически переднем конце здесь всегда один жгутик.

Размножается хромулина путем продольного деления, чаще всего в пальмеллевидном состоянии. В конце вегетации могут возникать кремнистые, тонкостенные цисты с гладкой поверхностью и длинной, слегка расширенной у отверстия, шейкой (рис. 68, *2*). После периода покоя циста прорастает, из нее выходят 1 — 2—4 зооспоры (рис. 68, *3*). Выйдя из оболочки цисты, зооспора становится самостоятельной вегетативной клеткой. В течение лета деление и образование зооспор может повторяться многократно. А так как хромулина является прекрасным кормом для ракообразных, то увеличение ее численности способствует улучшению кормовой базы для многих гидробионтов водоема.

У многих одноклеточных представителей класса хризомонадовых клетки способны вырабатывать или «домик», отличающийся большим морфологическим разнообразием (рис. 68, *6—8*), или панцирь, состоящий из кремнистых чешуек, иголочек и шипов (например, у Mallomonas denticulata, рис. 68, *4—5*). Изучение кремнистых чешуек хризомонад под электронным микроскопом позволило выявить их чрезвычайно сложный, иногда ажурный рисунок, оказавшийся постоянным и очень важным систематическим признаком (табл. 7).

У колониальных форм класса хризомонадовых клетки соединяются при помощи общей слизи (рис. 69, *1*), слизистых нитей, или тяжей (рис. 69, *2*), или непосредственно своими задними концами (табл. 6, *3*). У некоторых видов формируются кустистые колонии, состоящие из удлиненных «домиков» с одиночными клетками в верхней части каждого из них, например у *гиалобриона* (Hyalobryon ramosum, рис. 69, *3*). Особого упоминания в этом отношении заслуживает род *динобрион* (Dinobryon, рис. 69, *4*, 70), свободноплавающие кустистые колонии которого напоминают канделябры, несущие на своих разветвлениях множество золотистых клеток, сидящих у выхода каждого «домика». Позже — у одних видов постепенно, у других почти одновременно — эти клетки превращаются в золотисто-оранжевые шаровидные цисты, закрывающие устье всех «домиков», и тогда колонии становятся похожими на гроздья спелой рябины.

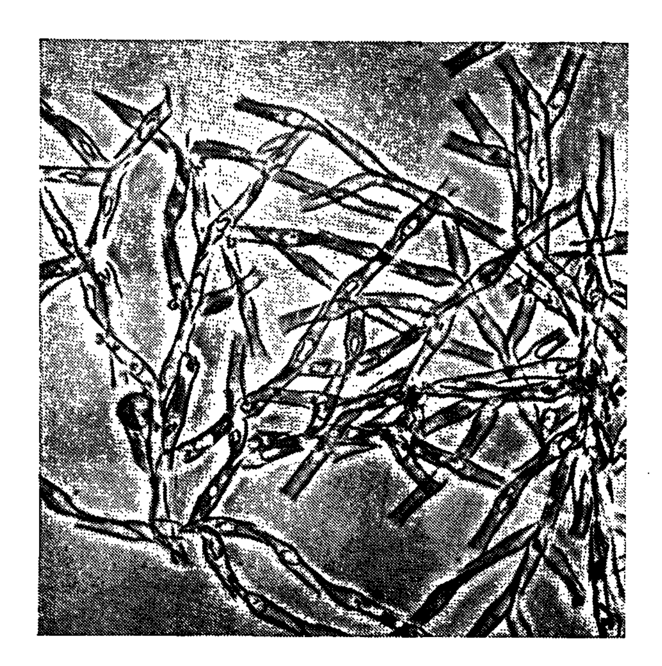


Рис. 70. Скопление колоний динобриона (Dinobryon divergens, × 300). Микрофотография Г. В. Кузьмина.

ПОДКЛАСС КОККОЛИТОФОРИДЫ (COCCOLITHOPHORIDOPHYCIDAE)

В состав этого подкласса входят как современные, так и ископаемые формы.

Современные кокколитофориды — это своеобразные микропланктонные одноклеточные организмы, сходные с хризомонадами. Своеобразие их заключается в том, что на оболочке они несут различные по форме и размерам известковые образования, называемые к о к к о л и т а м и. Размеры клеток современных кокколитофорид чрезвычайно малы, обычно не более 30 *мкм*, а кокколиты имеют размеры от 0,25 до 30 *мкм*. Известковые кокколиты образуются внутри живой массы протоплазмы кокколитофорид, а затем выталкиваются ею на поверхность, где распределяются в один слой. Способ облицовки клетки кокколитами самый разнообразный. У некоторых видов кокколиты рас-

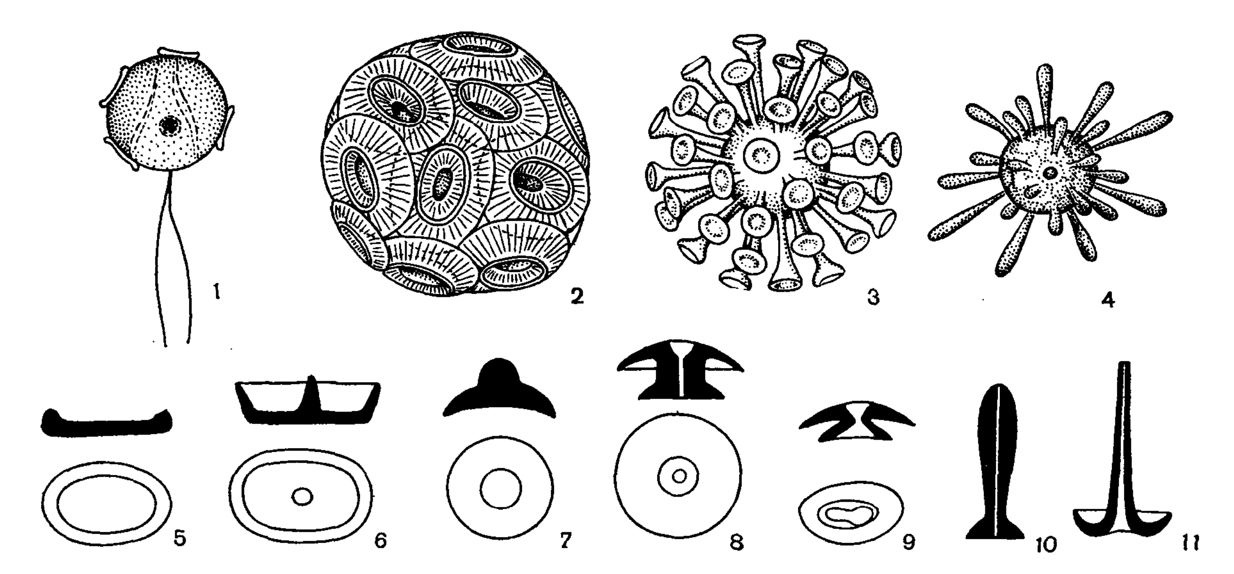


Рис. 71. Строение кокколитофорид:

1 — Pontosphaera huxleyi; *2* — Coccolitus pelagicus; *3* — Discosphaera thomsonii; *4* — Rhabdosphaera claviger; *5—11* — типы кокколитов (×2000).

сеяны по поверхности клетки со значительными промежутками, у других примыкают друг к другу, у третьих перекрываются (рис. 71, *1—4*). Значение этих известковых образований на теле клетки до сих пор точно не выяснено. Некоторые ученые считают их плавательным устройством.

Протопласт кокколитофорид состоит из протоплазмы, ядра и хлоропластов (в большинстве случаев двух). Строение мембраны, в которую заключена протоплазма, изучено слабо. Окраска кокколитофорид зеленоватая или желтовато-коричневая.

Кокколитофориды снабжены двумя жгутиками. У большинства видов жгутики длинные, очень тонкие, хрупкие, нитеобразные, но у некоторых они бывают и короткие.

Современные кокколитофориды населяют в морях и океанах толщу воды от поверхности до глубины 150 *м*. Большинство их распространено в морских бассейнах экваториальных и умеренных широт. В холодных водах обитает лишь несколько видов. Солоноватоводных и пресноводных кокколитофорид известно очень мало. Для их жизнедеятельности важно не только количество растворенных в воде известковистых веществ, но также освещенность и прозрачность воды. Обилие кокколитофорид характерно для открытых вод морей и океанов, но иногда их бывает много и в прибрежных водах.

Систематика кокколитофорид основана как на форме всего панциря или всей клетки в целом, так и на форме отдельных кокколитов. Кокколиты делят на две группы: дисколиты — сплошные и тремалиты — с осевым каналом в центре (рис. 71, *5—11*; табл. 8, *3*, *4*). Для отдельных кокколитов, которые, как правило, встречаются в ископаемом состоянии в разобщенном виде, применяют разные классификации, основанные на различиях в их внутренней структуре. Обычно их делят на две крупные группы: гелиолиты (Heliolithae) — со сферической структурой и ортолиты (Ortholithae)— с кристаллической структурой. Если рассматривать гелиолиты под микроскопом в скрещенных николях (николь — призма из исландского шпата для поляризации света), то в центре видна фигура черного креста с прямыми или изогнутыми балками (табл. 8, *7*). У ортолитов этого нет.

Ввиду чрезвычайно малых размеров кокколитов в последнее время для их изучения стали применять электронные микроскопы с увеличением в 5000—40 000 раз. На полученных снимках видны такие детали строения кокколитов, которые до этого не были известны (табл. 8,*1*,*2*). Применение столь больших увеличений позволило разработать гораздо более детальные классификации для ископаемых кокколитов.

Если взять кусочек обычного мела и поскрести его ножом, осыпая порошок в виде пудры в каплю воды на предметном стекле, то, рассмотрев эту эмульсию под микроскопом (правда, при увеличении не менее 1500 раз), мы увидим большое количество разнообразных кокколитов и их обломков в виде звездочек, кружочков и других фигур. Известковые панцири кокколитофорид в ископаемом состоянии сла-

гают мощные пласты известняков и мергелей, образуют современные океанические отложения, а также многие породы на материках. Мощность таких пластов может достигать нескольких сотен метров (например, на юге СССР). Некоторые известняки состоят на 50—75% из кокколитов. Так, например, в 1 *мм*³ породы третичного периода было установлено 5 500 000 экземпляров кокколитов.

С середины XX в. кокколиты стали применять для определения геологического возраста пород, которые их содержат. Оказалось, что очень многие виды кокколитофорид существовали по времени очень недолго, но имели широкое, почти глобальное географическое распространение. Одни виды сменяли другие, отражая изменение обстановки (климата, солености, прозрачности воды) в различных районах земного шара и эволюционное развитие группы этих организмов в целом. Поэтому, рассматривая под микроскопом соответственно обработанные образцы пород, мы можем узнать, к какому периоду геологической истории Земли относятся отложения, представленные этим образцом.

В ископаемом состоянии кокколиты известны с кембрия, но описаны и изучены только с юры. Наиболее хорошо изучены меловые и особенно третичные кокколиты. В третичном периоде особенно широкое развитие получили дискоастериды — одно из семейств кокколитофорид, представители которого имеют вид разнообразных звездочек (табл. 8, *5*, *6*).

ПОДКЛАСС СИЛИКОФЛАГЕЛЛАТЫ (SILICOFLAGELLATOPHYCIDAE)

Силикофлагеллаты, или кремневые жгутиковые, как и хризомонады, относятся к водорослям с монадной (жгутиковой) структурой тела. От хризомонад они резко отличаются наличием внутри клетки кремневого скелета, состоящего из трубчатых перекладин. К этому подклассу относятся и современные и ископаемые формы (табл. 9).

Впервые скелеты силикофлагеллат были обнаружены около 140 лет назад в меловых породах. Позднее аналогичные скелеты нашли в планктоне всех современных морей. Однако, несмотря на многочисленные материалы, систематическое положение этих организмов долгое время оставалось неясным. Лишь после того, как с большим трудом удалось выловить целые клетки, не разрушив их нежного содержимого, была установлена принадлежность силикофлагеллат к золотистым водорослям.

Строение живой клетки силикофлагеллат хорошо изучено у современного морского представителя рода *диктиоха* (Dictyocha fibula, табл. 9, *1*). Размеры водорослей этого вида колеблются от 10 до 30 *мкм*. Поэтому только при больших увеличениях (в 1000 раз и более) внутри клетки видны ядро, многочисленные желтовато-коричневые или зеленовато-коричневые зерна хлоропластов и мелкие блестящие капельки запасного питательного вещества — лейкозина. Особой оболочки у клеток нет, поэтому их форма целиком соответствует форме внутреннего скелета. Скелет у этого вида состоит из квадратного основания — базального кольца, от углов которого отходят заостренные выросты — радиальные рога; над базальным кольцом приподнимается апикальное, обращенное кверху образование. Вблизи одного из радиальных рогов отходит жгутик, около рогов видны также длинные тонкие нити — псевдоподии.

Из строения клетки диктиохи видно, что она очень хорошо приспособлена к планктонному образу жизни. Перекладины скелета полые, трубковидные, очень легкие и вместе с тем прочные. Радиальные рога также увеличивают плавучесть клетки, способствуя уменьшению ее удельного веса. Благодаря вращательному движению жгутика, клетка может перемещаться в толще воды. Роль псевдоподий не совсем ясна. Можно думать, что при их помощи клетка опускается и поднимается в толще воды. Возможно также, что в период размножения псевдоподии участвуют в построении скелета. Размножаются силикофлагеллаты простым делением.

Силикофлагеллаты населяют исключительно моря и океаны, развиваясь в значительном количестве при солености не менее 20‰. Как и все фототрофные организмы, силикофлагеллаты нуждаются для нормального развития в определенной силе света. В северных и южных широтах, где сила света небольшая, максимальное количество силикофлагеллат обитает в поверхностном слое воды, на глубине до 1 *м*; в экваториальной зоне Атлантического океана они встречаются главным образом на глубине 15—70 *м*.

Наиболее широко распространены в настоящее время виды двух родов — *диктиоха* (Dictyocha) и *дистефанус* (Distephanus). Рассмотренная нами Dictyocha fibula — тепловодный вид, оптимальная температура воды для нее от +18 до +20 °C; массовое развитие этой водоросли отмечалось в экваториальных водах. Для холодноводного вида Distephanus speculum оптимальная температура воды около 0 °C. Известное максимальное число клеток этого вида наблюдалось в фьорде Осло — 50 400 в 1 *л* воды; в Черном море он развивается в значительно меньшем количестве — 2800 клеток в 1 *л* воды.

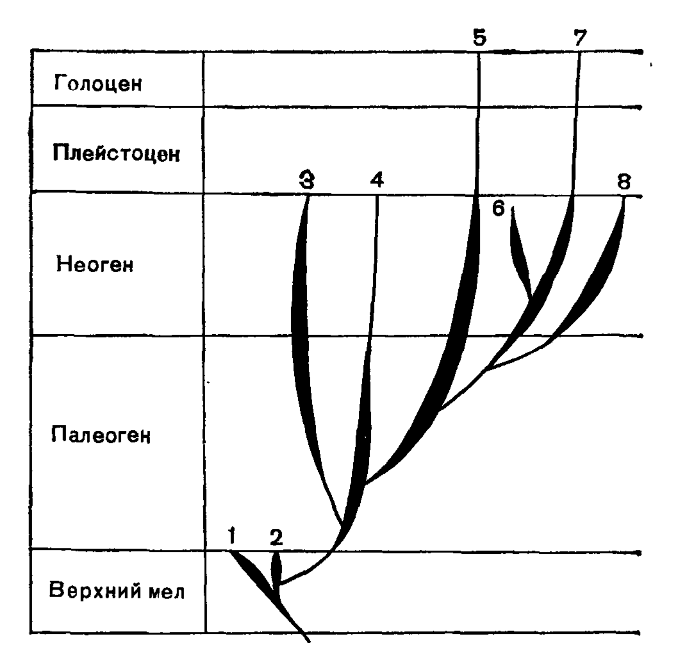


Рис. 72. Схема эволюционного развития основных родов силикофлагеллат:

1 — Lyramula; *2* — Cornua; *3* — Naviculopsis; *4* — Corbisema; *5* — Dictyocha; *6* — Deflandryocha; *7* — Distephanus; *8* — Cannopilus.

Как уже указывалось, впервые силикофлагеллаты были найдены в виде скелетов в ископаемом состоянии. В настоящее время во всем мире накоплен обильный палеонтологический материал, позволивший проследить их эволюцию на протяжении почти 90 млн. лет (рис. 72).

Наиболее примитивные из известных нам силикофлагеллат обитали в морях позднемелового времени; их скелеты представляли собой простые изогнутые трубочки. Описаны они под родовым названием *лирамула* (Lyramula, табл. 9, *3*). В это же время появились силикофлагеллаты рода *корнуа* (Cornua, табл. 9, *4*), характеризующиеся уже более сложным скелетом, в котором можно различить зачатки радиальных рогов, апикальное образование и другие части.

Род корнуа стал родоначальником рода *корбизема* (Corbisema, табл. 9,*5*), у представителей которого имелось уже замкнутое базальное кольцо, но апикальное образование было еще довольно простое, состоящее из трех перекладин.

В начале палеогенового периода наиболее примитивные роды лирамула и корнуа вымерли, а род корбизема начал завоевывать господствующее положение. В палеогене от этого последнего рода произошли роды *диктиоха* (Dictyocha, табл. 9,*1*,*2*) путем дальнейшего усложнения апикального образования и *навикулопсис* (Naviculopsis, табл. 9, *6*) в результате редукции отдельных частей скелета.

В морях неогенового периода продолжали существовать виды диктиохи и навикулопсиса, но более типичными для этого времени оказались виды родов *дистефанус* (Distephanus, табл. 9, *7*) и *каннопилус* (Cannopilus, табл. 9,*8*). Оба рода возникли еще в палеогеновое время: первый — непосредственно от диктиохи; второй, имеющий очень сложное апикальное образование,— от дистефануса. В неогене же род дистефанус дал начало еще одному очень своеобразному роду — *дефландриоха* (Deflandryocha, табл. 9, *9*).

В четвертичное время (в плейстоцене) не появилось ни одного нового рода. В современных морях (в голоцене) сохранились представители только двух родов — диктиохи и дистефануса.

Интересно отметить, что приуроченность рода диктиоха к теплым водам является отголоском далекого прошлого, когда виды этого рода были господствующими элементами тропической и субтропической флоры микроскопических водорослей.

Поскольку эволюция всех организмов теснейшим образом связана с историей развития Земли, знание особенностей развития силикофлагеллат дает возможность реконструировать отдельные этапы истории нашей планеты. Так, например, находка в породе крохотных скелетов силикофлагеллат позволяет довольно уверенно говорить, что данная порода образовалась в морском бассейне, существовавшем в определенный отрезок геологического времени.

КЛАСС ХРИЗОКАПСОВЫЕ (CHRYSOCAPSOPHYCEAE)

Представители этого класса золотистых водорослей характеризуются дальнейшим усложнением таллома, представленного здесь пальмеллоидной (слизистой) структурой. В отличие от первых двух классов хризокапсовые включают неподвижные, прикрепленные или пассивно плавающие колониальные формы. Их клетки не имеют ни поверхностных выпячиваний, ни жгутиков. Они объединяются общей слизью колоний, обычно располагаясь в периферических ее слоях, реже в центральной части.

Рост таллома хризокапсовых осуществляется за счет деления клеток. Делиться могут или одновременно все клетки таллома, или только группа верхушечных клеток, или даже одна верхушечная клетка.

Класс хризокапсовых небольшой, насчитывает около 20 большей частью монотипных

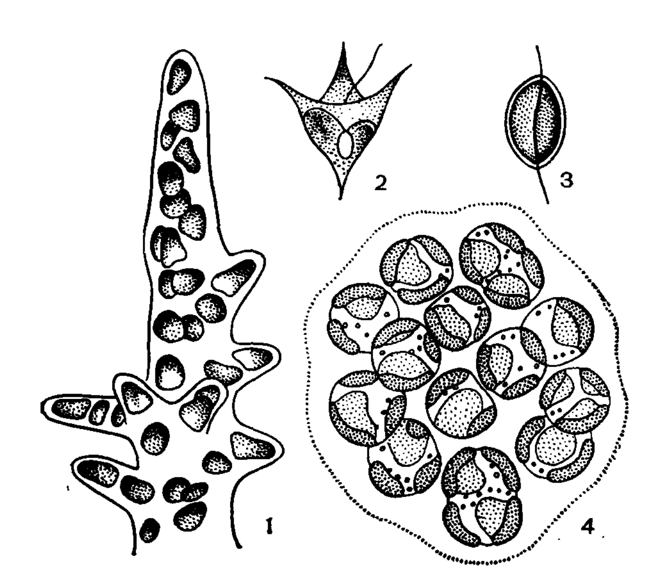


Рис. 73. Хризокапсовые:

1—3 — Hydrurus foetidus (*1* — конечный участок таллома, *2* — зооспора, *3* — циста); *4* — колония Chrysocapsa sordida.

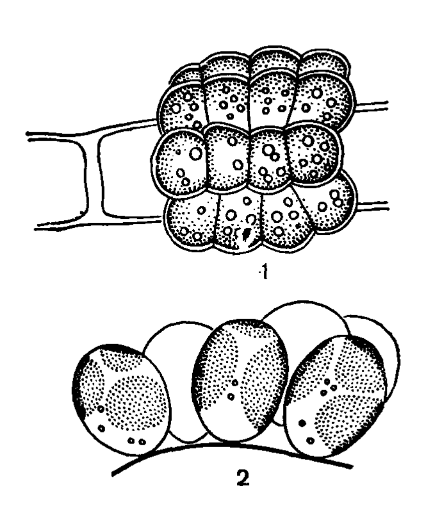


Рис. 74. Хризосферовые:

1 — агрегат клеток Epichrysis paludosa на нитчатой зеленой водоросли (сверху); *2* — агрегат клеток E. nitellae на харовой водоросли нителла (сбоку).

родов. Наиболее высокоорганизованным, хорошо изученным и широко распространенным является род *гидрурус* (Hydrurus), с которым мы и познакомимся более подробно.

Гидрурус имеет вид слизистых рыжевато-желтых кустиков (табл. 6, *5*; рис. 73). Это типичный представитель бентоса. Живет он в быстро текущих или низвергающихся холодных родниковых или талых чистых водах. Встречается обычно в высокогорных или арктических условиях, где вегетирует на протяжении всего года. В более теплых районах его также можно изредка встретить, но лишь весной или осенью. Поселяется гидрурус обычно на доломитовых скалах, каменистых ложах рек, ручьев и водопадов, прикрепляясь к субстрату основанием стебелька. В горных местностях нередко можно увидеть рыжеватые «хвосты» и «космы», извивающиеся в быстрых потоках воды. Обычно это и есть кустистые слизистые талломы гидруруса.

Колонии гидруруса состоят из перистых тяжей и могут быть длиной от 1 до 30 *см*. Клетки округло-эллипсоидные или веретеновидные; они плотно расположены по периферии и рыхло — в центральной части слизи таллома. В кончике каждого ответвления имеется только одна верхушечная клетка. За счет деления этих клеток осуществляется верхушечный рост главной оси и каждого ее ответвления (рис. 73, *1*).

При большом увеличении под микроскопом в клетках виден один крупный корытовидный постенный хлоропласт с одним голым пиреноидом. В живых клетках можно увидеть еще глыбку лейкозина, несколько (до 6) пульсирующих вакуолей, а после окраски и центральное ядро.

Размножается гидрурус одножгутиковыми зооспорами тетраэдрической формы (рис. 73, *2*). Цисты у этого вида шаровидные, с экваториальным утолщением оболочки в виде полукольца (рис. 73, *3*). Они возникают обычно в конечных разветвлениях таллома.

Из других представителей класса хризокапсовых следует назвать *хризокапсу* (Chrysocapsa sordida), неправильно шаровидные слизистые колонии которой широко распространены в водоемах различных типов по всему Советскому Союзу (рис. 73, *4*).

КЛАСС ХРИЗОСФЕРОВЫЕ (CHRYSOSPHAEROPHYCEAE)

К классу хризосферовых относятся представители золотистых водорослей с коккоидной структурой тела. Их клетки покрыты плотной целлюлозной оболочкой, а ризоподии и жгуты отсутствуют полностью. Это неподвижные одноклеточные, реже колониальные (табл. 6, *4*) формы. Последние имеют вид скоплений клеток, не погруженных в слизь и слабо связанных друг с другом. При размножении они не образуют нитей или пластинок.

Класс хризосферовых насчитывает около 10 родов, преимущественно монотипных. Рассмотрим одного из наиболее хорошо изученных представителей рода *эпихризис*.

Эпихризис болотный (Epichrysis paludosa, рис. 74, *1*), как видно из его названия, обита-

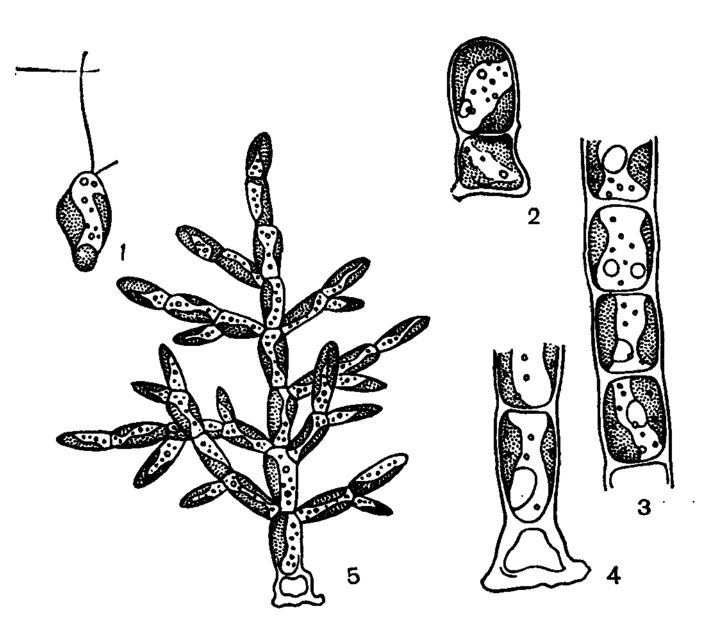


Рис. 75. Хризотриховые:

1—4 — нитчатый таллом Nematochrysis sessilis (*1* — зооспора, *2* — прорастание зооспоры, *3* — средний участок таллома, *4* — нижний участок таллома с ризоидальной клеткой); *5* — кустистый таллом Phaeothamnion confervicola.

ет преимущественно в болотах, хотя его можно встретить также в прудах, канавах и озерах. Живет он прикрепляясь к нитям водорослей, главным образом эдогониума и микроспоры. Скопления (агрегаты) клеток эпихризиса часто можно наблюдать весной и реже летом. Принесенные в лабораторию водоросли этого вида могут продолжительное время сохраняться в кристаллизаторе, поставленном на окно, обращенное на север.

Клетки эпихризиса болотного шаровидные, диаметром до 10 *мкм*, одиночные или, чаще, собранные в агрегаты по 16 клеток. Хлоропласт в клетке один, пластинчатый, на верхней стороне клетки, обычно он интенсивно окрашен в бурый цвет. В клетке также видны глыбки лейкозина, капли волютина и жира.

Живая клетка содержит две пульсирующие вакуоли, расположенные в нижней, обращенной к субстрату стороне клетки. Окрасив клетку специальными красителями, можно выявить в ней одно ядро.

Размножение эпихризиса болотного, как и других представителей хризосферовых, изучено еще недостаточно. Есть данные, что он может размножаться как зооспорами, так и автоспорами. Наблюдалось образование и типичных кремнистых цист.

Укажем еще один вид этого рода — *эпихризис нителловый* (E. nitellae, рис. 74, *2*), обитающий в бассейнах оранжерей на талломах харовой водоросли нителлы.

КЛАСС ХРИЗОТРИХОВЫЕ (CHRYSOTRICHOPHYCEAE)

К классу хризотриховых относятся представители золотистых водорослей с нитчатой, разнонитчатой и пластинчатой структурами тела. Это исключительно многоклеточные, прикрепленные, типично бентосные формы. Таллом здесь имеет вид простых или разветвленных, однорядных или многорядных нитей, кустиков или паренхиматозных дисковидных пластиночек, не погруженных в общую слизь.

Разрастание таллома происходит за счет деления клеток в одной, двух или трех плоскостях. Бесполое размножение осуществляется при помощи одножгутиковых или двужгутиковых зооспор; имеются типичные цисты.

Класс хризотриховых объединяет в своем составе пресноводные, реже солоноватоводные и морские формы. Это наиболее высоко организованная группа золотистых водорослей, представители которой по внешнему виду сходны с улотриксовыми из отдела зеленых водорослей и гетеротриксовыми из отдела желто-зеленых водорослей. Некоторые из них похожи на наиболее просто устроенных представителей бурых водорослей.

Из нитчатых неразветвленных форм этого класса наиболее изученным является *нематохризис сидячий* (Nematochrysis sessilis, рис. 75, *1—4*). Рассматривая нематохризис в микроскоп, можно видеть, что его длинные однорядные неразветвленные нити состоят из цилиндрических клеток с довольно толстой двухконтурной целлюлозной оболочкой. Интересно, что в талломе этого вида уже наблюдается дифференциация клеток на одну ризоидальную и остальные вегетативные. Эти различия не только морфологические, но и функциональные: ризоидальная клетка выполняет функцию прикрепления к субстрату, а вегетативные клетки путем деления обеспечивают рост нити в длину и продуцируют зооспоры. Хлоропластов в каждой клетке два, они пластинчатые, слегка лопастные, постенные; кроме того, имеются лейкозин и капли жира.

В каждой такой клетке может возникать по одной крупной двужгутиковой зооспоре (рис. 75, *1*). Выйдя за пределы клетки, зооспора некоторое время плавает в воде, а позже приклеивается передним концом к субстрату, втягивая при этом жгутики. Эта закрепившаяся на субстрате клетка вытягивается и вскоре делится слегка наискось поперечной перегородкой на две неодинаковые клетки. Верхняя полусферическая клетка, именуемая вегетативной, получает почти все содержимое материнской клетки (рис. 75, *2*). Она вскоре делится на две клетки, каждая из которых, в свою очередь, делится еще

на две и так далее, в результате чего вырастает длинная нить таллома (рис. 75, *3*). Нижняя клетка, возникшая после первого деления закрепившейся на субстрате зооспоры, дальше не делится. Оболочка ее утолщается, разрастаясь в нижней части в виде подошвы, пропитывается солями гидроокиси железа и становится коричневой. Эта клетка, подобно корням высших растений, выполняет механическую функцию, и поэтому ее назвали ризоидальной, т. е. подобной корню (рис. 75, *4*).

Из кустистых форм хризотриховых заслуживает упоминания род *феотамнион* (Phaeothamnion), виды которого характеризуются еще большей дифференциацией клеток в пределах таллома (табл. 6, *6*; рис. 75, *5*). Здесь выражена разнонитчатая структура тела. Вегетативные клетки в таком талломе двоякого рода: более крупные, бочонковидные, образующие главный стволик, и меньших размеров, цилиндрические, слагающие боковые веточки. Последние в основном и принимают участие в размножении, клетки же стволика являются несущими. У основания главной оси (стволика) имеется ризоидальная клетка, выполняющая функцию прикрепления таллома к субстрату.

Виды этого рода — типичные эпифиты. Их кустики, достигающие 250 *мкм* в длину, встречаются обычно в холодную пору года (весной, осенью и зимой) в прибрежной зоне озер, прудов, болот, стариц и речек. В качестве субстрата они используют нитчатые водоросли (кладофору, вошерию, трибонему, микроспору и др.), мхи и высшие водные растения.

Пластинчатый таллом у хризотриховых имеет *феодермациум речной* (Phaeodermatium rivulare, табл. 6, *7*). Поселяется этот вид в холодных быстрых водах, особенно часто на известковом скалистом ложе горных рек и ручьев. В Крыму он встречается в верховьях речек Альмы, Качи и Улу-Узеня, где образует рыжевато-коричневый налет на каменистом ложе реки.

Золотистые водоросли — очень древняя группа водорослей, возникшая от каких-то первичных амебоидных организмов. По набору пигментов, составу запасных веществ и наличию кремния в оболочках вегетативных клеток и цист золотистые водоросли обнаруживают сходство с диатомовыми, желто-зелеными и отчасти бурыми водорослями. Есть основание полагать, что именно золотистые водоросли в свое время дали начало диатомовым водорослям.

ОТДЕЛ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (BACILLARIOPHYTA)

Диатомовые водоросли — это совершенно особая группа одноклеточных организмов, резко отличающаяся от остальных водорослей: клетка диатомовых снаружи окружена твердой кремнеземной оболочкой, называемой панцирем. Форма этого панциря настолько разнообразна, затейлива и причудлива, а структура его настолько тонка, изящна и красива, что его можно принять за творение искусного художника. Некоторые диатомеи красотой панциря могут поспорить с ювелирными изделиями изобретательного мастера.

Впервые о существовании диатомовых водорослей стало известно в начале XVIII в., когда в практику исследований были введены микроскопы Левенгука и сильно увеличивающая лупа.

Эта группа водорослей имеет несколько научных названий: диатомовые (Diatomeae), кремнеземные (Kieselalgae) и бациллариевые (Bacillariophyta). Первое название они получили благодаря своему размножению делением панциря на две половинки, второе связано с наличием у клетки кремнеземной оболочки и, наконец, последнее название было дано по первому роду, научно описанному в 1788 г.,— бациллария, что обозначает «палочковидный». В русской литературе утвердилось название «диатомовые водоросли» или «диатомеи», наиболее современным научным латинским названием является Bacillariophyta.

Благодаря прозрачному панцирю и бурой окраске хлоропластов диатомовые легко различить под микроскопом среди остальных одноклеточных низших водорослей.

Диатомовые водоросли — одноклеточные микроскопические организмы, одиночно живущие или объединенные в колонии различного типа: цепочки, нити, ленты, звездочки, кустики или слизистые пленки. Колонии обычно микроскопические, но иногда макроскопические и тогда видны невооруженным глазом. Размеры клеток — от 4 до 1000 *мкм*, а у некоторых представителей — до 2000 *мкм*.

Исследованием клетки диатомей стали заниматься в начале прошлого столетия. При помощи светового микроскопа уже тогда удалось получить довольно полное и правильное представление о строении клетки и структуре панциря. Введение в практику альгологических исследований электронного микроскопа — трансмиссионного и сканирующего — за последние 10—15 лет позволило существенно дополнить наши знания о строении органелл



Рис. 76. Панцири Mastogloia braunii, объемное изображение при помощи сканирующего электронного микроскопа (× 630). Электронная микрофотография Н. И. Караевой.

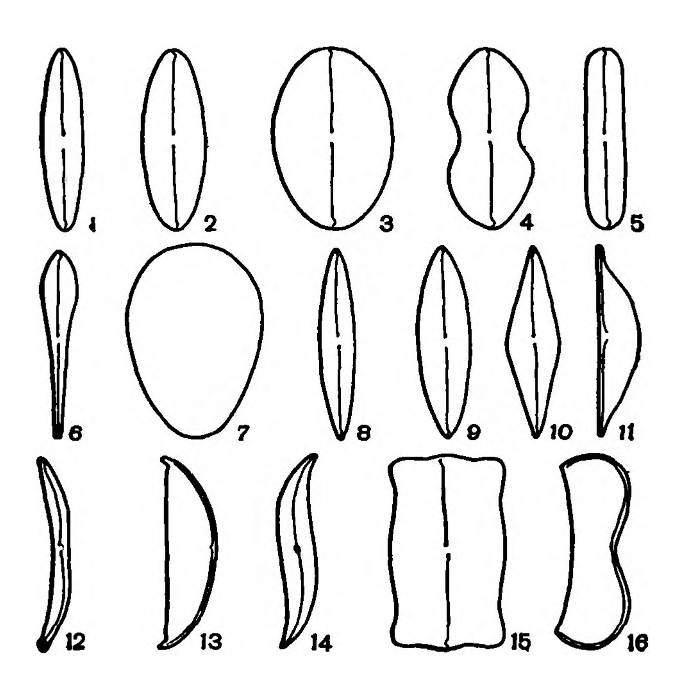


Рис. 77. Очертания створок:

1, 2 — эллиптическая; *3* — широкоэллиптическая; *4* — гитаровидная; *5* — линейная; *6* — булавовидная; *7* — яйцевидная; *8, 9* — ланцетная; *10* — ромбическая; *11, 13* — полуланцетная; *12* — полудугообразная; *14* — сигмоидная; *15* — прямоугольная; *16* — почковидная.

клетки и тонкой структуре панциря, многие детали которой были неизвестны.

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Клетка диатомовых водорослей состоит из протопласта, окруженного кремнеземной оболочкой, называемой панцирем. Протопласт своим наружным уплотненным слоем (плазмалеммой) тесно примыкает к панцирю и заполняет его внутренние полости. Целлюлозной оболочки, имеющейся у большинства водорослей, здесь нет. Химический анализ панциря показал, что он состоит из аморфной формы кремнезема, напоминающей по составу опал, с плотностью 2,07. Толщина стенок панциря зависит от концентрации кремния в среде и колеблется в значительных пределах: у тонкостенных форм — от сотых до десятых долей микрометра, а у толстостенных достигает 1—3 *мкм*. Стенки панциря пронизаны мельчайшими отверстиями, обеспечивающими обмен веществ между протопластом и окружающей средой. Они снабжены также различными форменными элементами, которые составляют структуру панциря и служат основными таксономическими признаками при построении системы диатомей. Панцирь и его структура различимы уже при небольших увеличениях микроскопа. По форме панциря все диатомеи делятся на две группы: центрические — с радиально-симметричным панцирем и пеннатные — с двусторонне-симметричным панцирем.

Протопласт. Цитоплазма в клетках диатомей располагается постенным слоем или скапливается в центре клетки или у ее полюсов. Остальные участки клетки заполнены множеством вакуолей с клеточным соком, которые иногда сливаются в одну крупную вакуолю.

Ядро обычно шаровидное и располагается чаще всего близ центра клетки в цитоплазматическом мостике или в периферическом слое цитоплазмы. У некоторых диатомей оно имеет Н-образную форму. В ядре различают от 1 до 8 ядрышек.

Хлоропласты у диатомей довольно разнообразны по форме, величине и количеству в клетке. У большинства центрических диатомей они мелкие, многочисленные, в форме зерен или дисков, лишенные пиреноида. Реже они более крупные, по одному или нескольку в клетке и имеют форму пластинки с ровными или изрезанными лопастными краями, с одним или несколькими пиреноидами. У пеннатных диатомей хлоропласты обычно крупные, пластинчатые, часто с лопастными краями или с перфорациями, они немногочисленные (один или два в клетке), занимают почти всю ее по-

лость, как правило, с пиреноидами. Количество, величина и положение их различно даже среди представителей одного рода (табл. 10).

Окраска хлоропластов у диатомовых водорослей имеет различные оттенки желто-бурого цвета в зависимости от набора пигментов, среди которых преобладают бурые — каротин, ксантофилл и диатомин, маскирующие в живой клетке хлорофиллы *а* и *с*. После гибели клетки бурые пигменты растворяются в воде и зеленый хлорофилл становится ясно заметным.

Интенсивность окраски хлоропластов и их величина различны и зависят от образа жизни водорослей: у планктонных видов они золотисто-желтые, мелкие, дисковидные, а у донных и прикрепленных к субстрату — крупные пластинчатые, темно-бурые, поэтому большие скопления диатомей приобретают хорошо выраженную бурую или темно-бурую окраску.

В процессе фотосинтеза у диатомовых водорослей образуется масло в виде капелек различной величины, иногда в значительном количестве. Оно служит запасным питательным веществом, особенно в период, когда прекращается или задерживается деление клетки. Масло, экстрагированное из клеток диатомей, имеет запах рыбьего жира. Кроме масла, для некоторых видов характерно еще присутствие в клетках капель волютина, имеющих тусклый голубоватый блеск. Волютин нерастворим в эфире и при окраске живой клетки метиленовой синькой приобретает красновато-

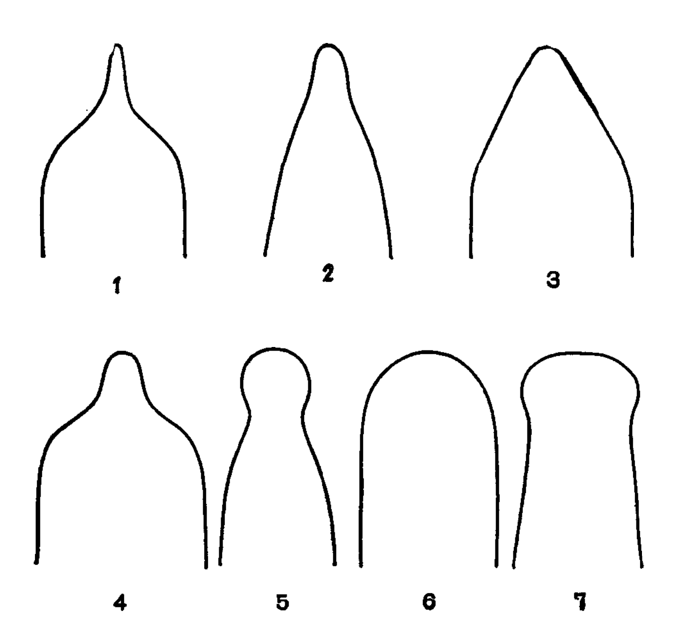


Рис. 78. Концы створок:

1 — острый; *2* — оттянутый; *3* — клиновидный; *4* — клювовидный; *5* — головчатый; *6* — широкозакругленный; *7* — тупой.

фиолетовый оттенок. Маленькие капли волютина распределяются по всей цитоплазме, а крупные (тельца Бючли) занимают определенное положение на концах клетки (виды семейства Nitzschiaceae) или по обеим сторонам центрального цитоплазматического мостика (роды семейства Naviculaceae). В качестве

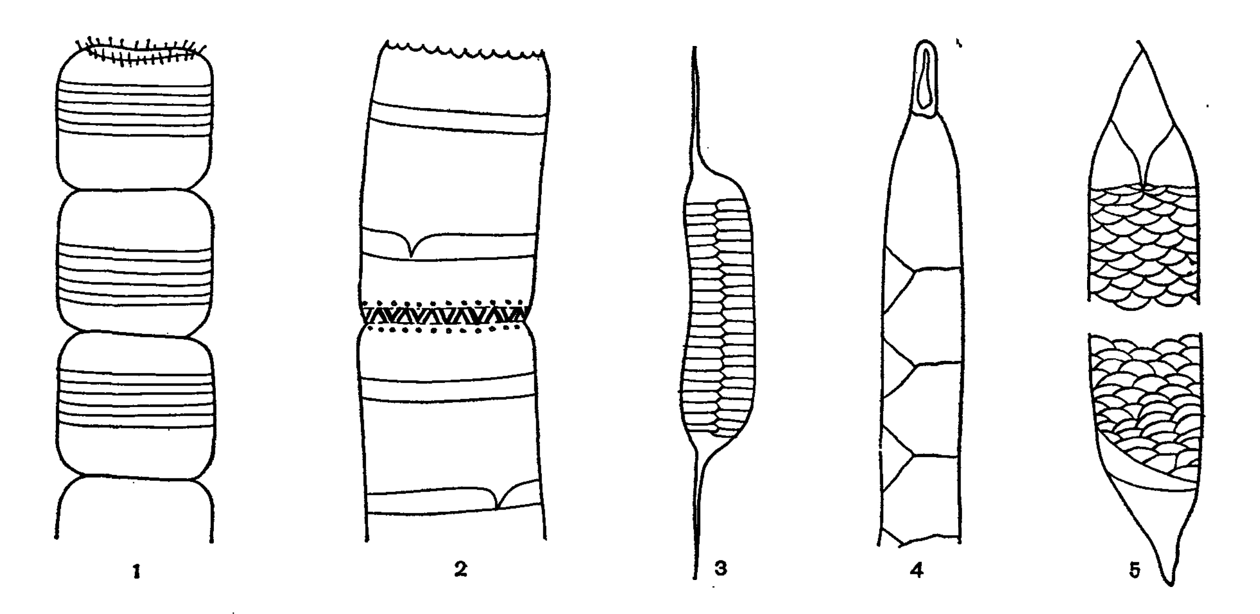


Рис. 79. Формы вставочных ободков:

1 — кольцевидные (Lauderia); *2* — воротничковидные (Stephanodiscus); *3* — трапециевидно-чешуевидные; *4* — полукольцевидные; *5* — чешуевидные (*3—5* — Rhizosolenia).

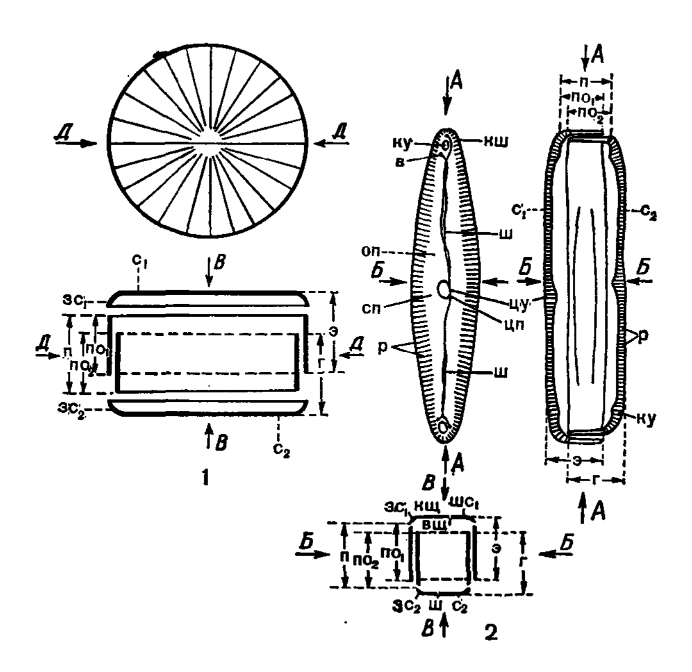


Рис. 80. Составные части панциря (схема):

1 — центрического типа: вверху — вид со створки, внизу — вид с пояска; *ДД* — диаметр панциря, *ВВ* — центральная ось панциря; *2* — пеннатного типа: вверху слева — вид со створки, вверху справа — вид с пояска, внизу — сечение панциря в поперечной плоскости; *АА* — продольная ось, *ББ* — поперечная ось, *ВВ* — вертикальная (первальварная) ось панциря. *э* — эпитека, *г* — гипотека, c_1 — створка эпитеки, c_2 — створка гипотеки, $зс_1$ — загиб створки эпитеки, $зс_2$ — загиб створки гипотеки, $по_1$ — поясковый ободок эпитеки, $по_2$ — поясковый ободок гипотеки, *р* — ребра (ряды ареол), *цу* — центральный узелок, *цп* — центральная пора, *ш* — шов, *ку* — конечный (полярный) узелок, *кш* — конечная (полярная) щель узелка, *в* — воронка, *оп* — осевое поле, *сп* — среднее поле, *вщ* — внутренняя щель шва, *нщ* — наружная щель шва.

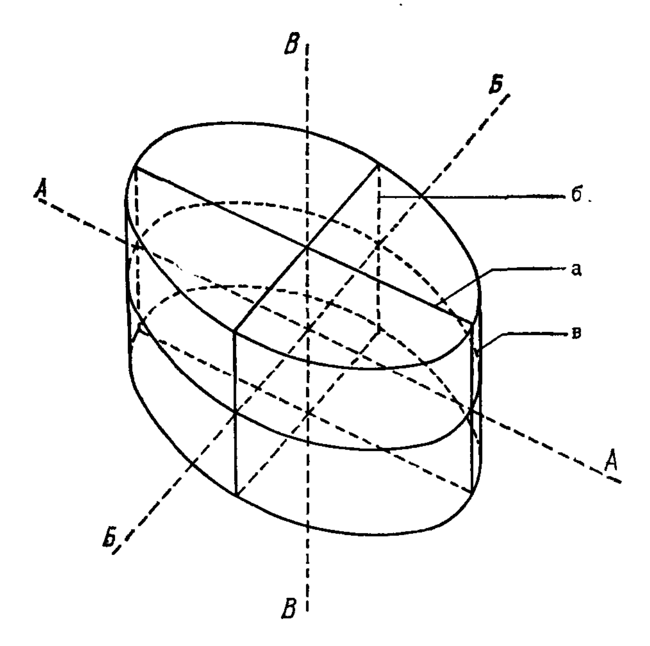


Рис. 81. Расположение осей и плоскостей симметрии панциря (схема).

Оси симметрии: *АА* — продольная, *ББ* — поперечная, *ВВ* — центральная. Плоскости симметрии: *а* — продольная, *б* — поперечная, *в* — створковая (вальварная).

питательного вещества в клетках диатомей встречается еще лейкозин.

Панцирь и его строение. Панцирь диатомовых водорослей вырабатывается самой клеткой в процессе ее жизнедеятельности. Он состоит из двух почти равных частей и по конструкции напоминает коробку, закрытую крышкой. Наружная, бóльшая часть панциря — эпитека, подобно крышке, находит своими краями на внутреннюю половину — гипотеку, соответствующую коробке (рис. 76). Эпитека и гипотека состоят из створки и пояскового ободка. Створку, принадлежащую эпитеке, называют эпивальвой, а гипотеке — гиповальвой. Створка имеет лицевую поверхность, плоскую или слегка выпуклую, и краевую загнутую часть, называемую загибом створки, иногда отличающуюся структурой. Загиб створки у одних диатомей низкий и выражен довольно слабо; у других он достаточно высокий и составляет значительную часть боковой поверхности панциря.

Створки бывают самых различных очертаний: круглые, эллиптические, яйцевидные, ромбические, ланцетные, треугольные, четырехугольные, булавовидные, серповидные, гитаровидные, клиновидные и т. д. Изменчивы и разнообразны концы створок: клювовидные, головчатые, оттянутые, тупые, острые и пр. (рис. 77, 78).

К каждой створке примыкает поясковый (соединительный) ободок, представляющий собой широкое или узкое кольцо, окаймляющее загиб створки, но не срастающееся с ним. Поясковый ободок эпитеки своим свободным краем надвигается на поясковый ободок гипотеки и плотно его охватывает, с ним, однако, не срастаясь. Правда, у представителей некоторых родов поясковые ободки образуются только во время деления клетки, а эпивальва и гиповальва плотно соединяются друг с другом непосредственно краями загиба створки. Кроме того, у многих диатомей между загибом створки и поясковым ободком образуются еще вставочные ободки, от одного до многих. Каждый новый, более молодой вставочный ободок возникает всегда между загибом створки и предыдущим ободком. Они представляют собой дополнительные образования, отличающиеся не только формой, но и структурой. Форма вставочных ободков — один из характерных признаков рода. Они бывают воротничковидные, кольцевидные, полукольцевидные или состоят из отдельных сегментов, имеющих форму трапеции, ромба или чешуйки (рис. 79).

Наличие вставочных ободков в панцире имеет большое биологическое значение, так как они способствуют увеличению объема клетки и ее росту.

Часть панциря между эпивальвой и гиповальвой, т. е. поясковый ободок гипотеки и находящий на него поясковый ободок эпитеки, а если есть, то и вставочные ободки, называют пояском панциря (рис. 80).

Форма панциря зависит от очертаний створки. Он бывает шаровидный, палочковидный, седловидный, в виде апельсиновой дольки, низкого или высокого цилиндра, параллелепипеда или другой геометрической фигуры. Со стороны пояска он имеет обычно прямоугольную форму.

Характерной особенностью панциря является геометрическая правильность его строения, в связи с чем для представления о его форме очень важно учитывать соотношение осей и плоскостей симметрии (табл. 11, 12).

При двусторонней симметрии у пеннатных диатомей определяют несколько осей и плоскостей симметрии, которые делят панцирь на симметричные половины. Известны три основные взаимно перпендикулярные оси симметрии: продольная, поперечная и центральная, проходящая через центр двух створок панциря.

Длина продольной оси определяет длину створки или панциря, длина поперечной оси — ее ширину, а длина центральной оси — высоту панциря. Кроме осей симметрии, различают три плоскости симметрии: продольную, проходящую вдоль панциря перпендикулярно к створкам и делящую его на две равные половины; поперечную, проходящую поперек панциря перпендикулярно к продольной плоскости и к створкам и не всегда делящую панцирь на две равные половины (если панцирь гетерополярный, а не изопольный, т. е. если концы створок неодинаковы); створковую, перпендикулярную к двум предыдущим, но параллельную створкам, т. е. проходящую через поясок панциря (рис. 81).

У центрических диатомей, обладающих радиальной симметрией, панцирь имеет только две оси и две плоскости симметрии. Одна ось — это диаметр створки, другая — центральная. Плоскость симметрии, проходящая через центр створки в любом направлении, всегда делит панцирь на две равные части; вторая плоскость симметрии — створковая, как и у пеннатных форм, идущая перпендикулярно к первой.

Форма створок и панциря в целом, а также соотношение осей и плоскостей симметрии имеют важное значение в систематике диатомовых водорослей. Однако главным признаком при построении их системы является структура кремнеземного панциря, которая представляет наибольшую трудность при изучении. Под структурой панциря, видимой в световой и электронный микроскопы, подразумевают наружный и внутренний его рисунки, специфические для разных таксонов. Структурные элементы на створках центрических диатомей имеют радиальное и тангенциальное расположение, а у пеннатных — двустороннее, или поперечное, расположение, т. е. их структура симметрична по отношению к продольной и поперечной осям. Реже у представителей некоторых родов панцири бывают асимметричными и не имеют ни одной плоскости симметрии, а

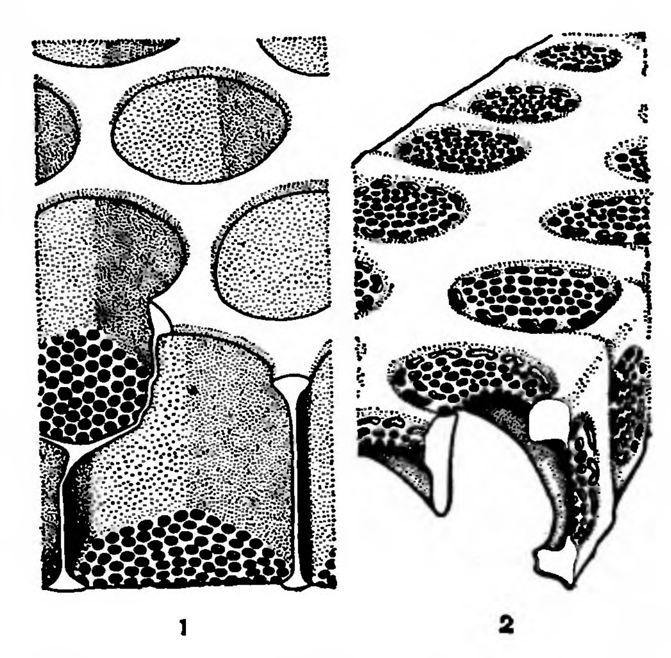


Рис. 82. Строение ареол (продольный разрез через стенку панциря):

1 — ареола с велуиом на внутренней стороне панциря; 2 — ареола с велумом на наружной стороне панциря. (По Н. И. Хенди).

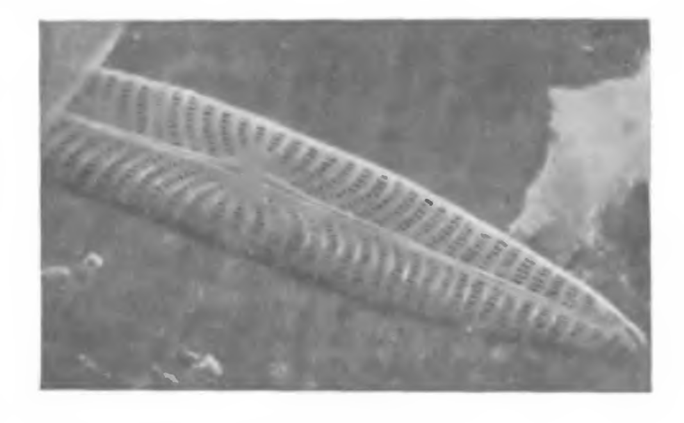


Рис. 83. Шов у Navicula radiosa.

Створка с проходящей вдоль нее щелью шва, которая в центральном узелке соединяется с другой щелью шва, а на конце створки заканчивается конечным узелком (×6000). Электронная микрофотография Н. И. Караевой.

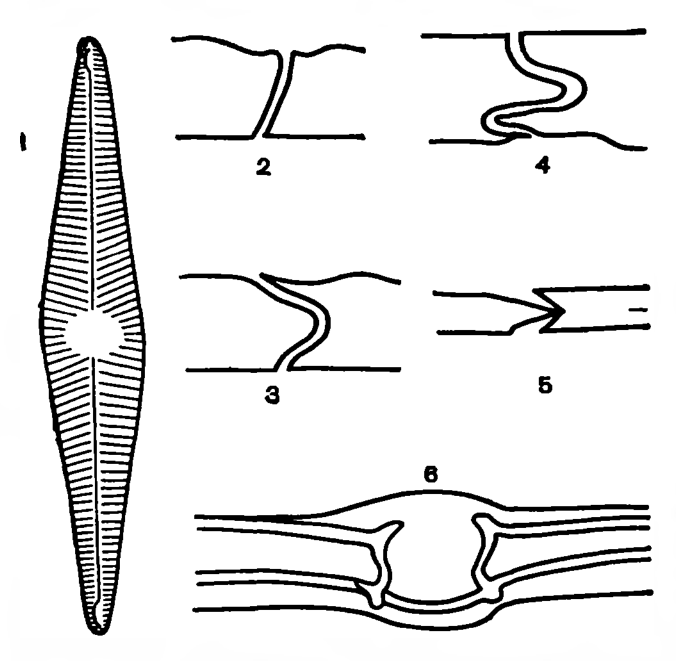


Рис. 84. Схема строения шва навикулоидного типа:

1 — створка со щелевидным швом, *2—5* — поперечный разрез щели шва, *6* — продольный разрез центрального узелка.

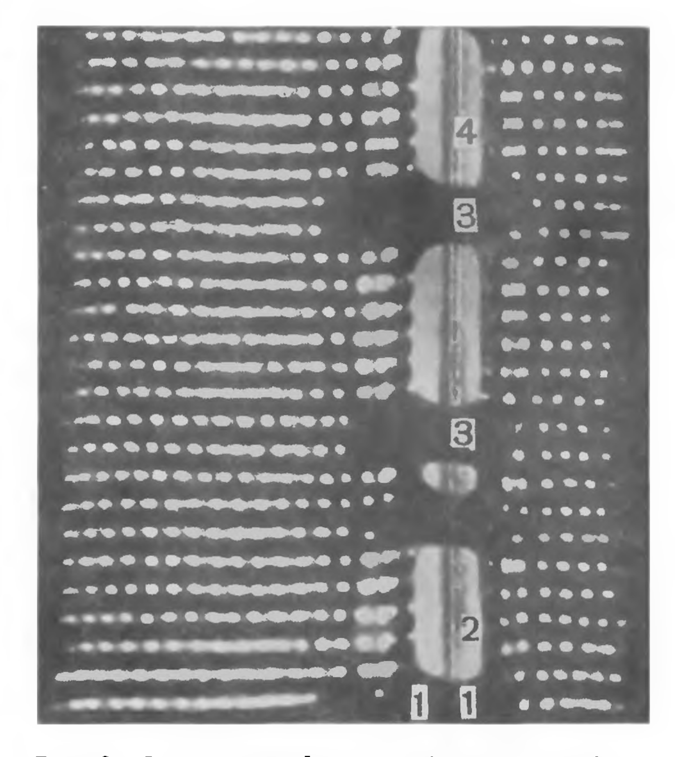


Рис. 85. Шов у Nitzschia acuta (часть створки):

1 — канал-шов; *2* — щель каналовидного шва; *3* — фибулы; *4* — промежутки или отверстия (×5500). Электронная микрофотография В. И. Михайлова.

иногда асимметричность выражается только в структуре створок.

Главная особенность стенок панциря состоит в том, что они пронизаны регулярно повторяющимися мельчайшими отверстиями — ареолами, обычно затянутыми снаружи или внутри тонкой перфорированной пленкой, получившей латинское название «велум» (рис. 82). Отверстия в стенке панциря необходимы для сообщения протопласта клетки с окружающей средой. При изучении диатомовых водорослей в световом микроскопе казалось, что у некоторых видов бесструктурный панцирь, и только внедрение в практику альгологических исследований электронного микроскопа показало, что и эти панцири также имеют чрезвычайно тонкую пористую стенку. Отверстия, пронизывающие створку, занимают обычно 10—75% ее площади, а характер расположения этих отверстий и их количество специфичны для разных родов и видов. Но на створках есть и участки, лишенные отверстий, например центральное, осевое и боковые поля у шва (см. ниже) и некоторые скульптурные детали структуры. У центрических диатомей ареолы располагаются радиально и тангенциально; у пеннатных — поперечными рядами, либо параллельными друг другу, либо к краям створки слегка расходящимися (радиальные ряды) или, наоборот, сходящимися (конвергентные ряды).

Иногда ареолы располагаются так, что, кроме поперечных, образуются еще и продольные или взаимно перекрещивающиеся косые ряды (табл. 11).

Примечательная особенность пеннатных диатомовых водорослей — наличие осевого поля, представляющего собой бесструктурную узкую или широкую полосу по продольной оси створки. У некоторых диатомей осевое поле расширяется на середине створки, образуя среднее поле, которое бывает круглым, ромбическим, четырехугольным, иногда доходящим до краев створки.

Большинство диатомей пеннатного типа характеризуется еще одним признаком — присутствием шва, представляющего собой короткую или длинную щель или две щели (ветви шва), прорезывающие стенку створки и идущие вдоль створки от ее концов к середине. Строение шва весьма различно — от простого щелевидного до так называемого каналовидного. Примитивный щелевидный шов представлен двумя короткими изолированными щелями, не доходящими до середины створки. У представителей некоторых родов такой шов находится всего на одной створке, иногда только у одного из ее концов, у других — на обеих створках. Хорошо развитый щелевидный шов, ха-

рактерный для водорослей из семейства *навикуловых* (Naviculaceae), представлен двумя длинными щелями, или ветвями, шва, проходящими по обеим створкам и соединяющимися на середине каждой створки центральным узелком, а у концов створки заканчивающимися конечными, или полярными, узелками (рис. 83). Щели шва в толще створки коленчато-изогнуты, так что в поперечном разрезе они имеют вид лежащей буквы V (рис. 84). Щель шва, открывающуюся внутрь клетки, называют внутренней, а открывающуюся наружу — наружной. В центральном узелке обе ветви шва соединяются друг с другом, заканчиваясь здесь центральной порой, а у концов створки — конечной порой.

Центральный узелок представляет собой внутреннее утолщение стенки створки, выпуклость на ее внутренней поверхности, а конечные узелки — внутреннее и наружное утолщения стенки створки.

Наиболее сложное устройство имеет так называемый каналовидный шов — канал, расположенный в складке стенки створки. С внешней средой он сообщается узкой щелью, а в полость клетки открывается рядом отверстий с кремнеземными перегородками — фибулами. Каналовидный шов присущ водорослям

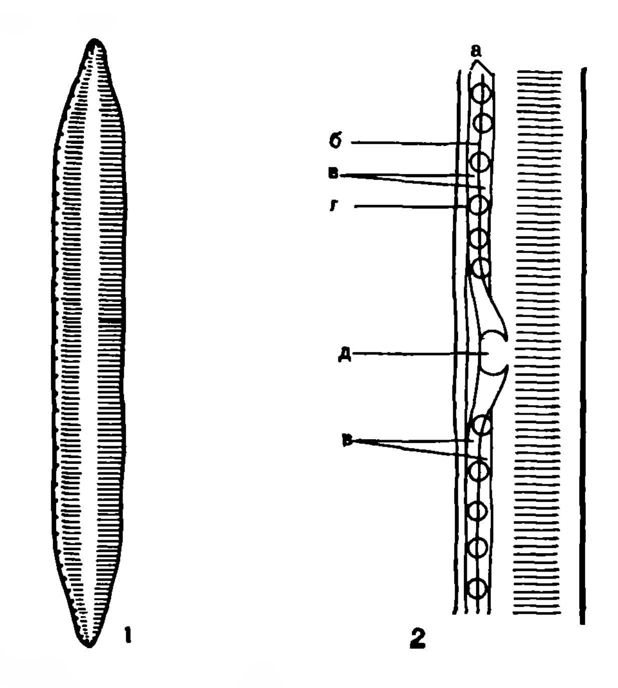


Рис. 86. Схема строения каналовидного шва:

1 — створка с каналовидным швом, 2 — каналовидный шов (средняя часть), а — канал-шов, б — щель каналовидного шва, в — фибулы, г — промежутки, д — центральный узелок.

Рис. 87. Расположение каналовидного шва на створке:

1 — шов расположен по спинному краю створки (Rhopalodia); 2 — шов расположен вдоль одного края створки (Nitzschia); 3, 4 — шов расположен на границе створки и ее загиба (3 — Surirella, 4 — Campylodiscus) (1 — ×3000, 2 — ×2400, 3, 4 — ×1000). Электронные микрофотографии: 1 — Н. И. Караевой; 2 — В. И. Михайлова; микрофотографии 3, 4 — А. И. Прошкиной-Лавренко.

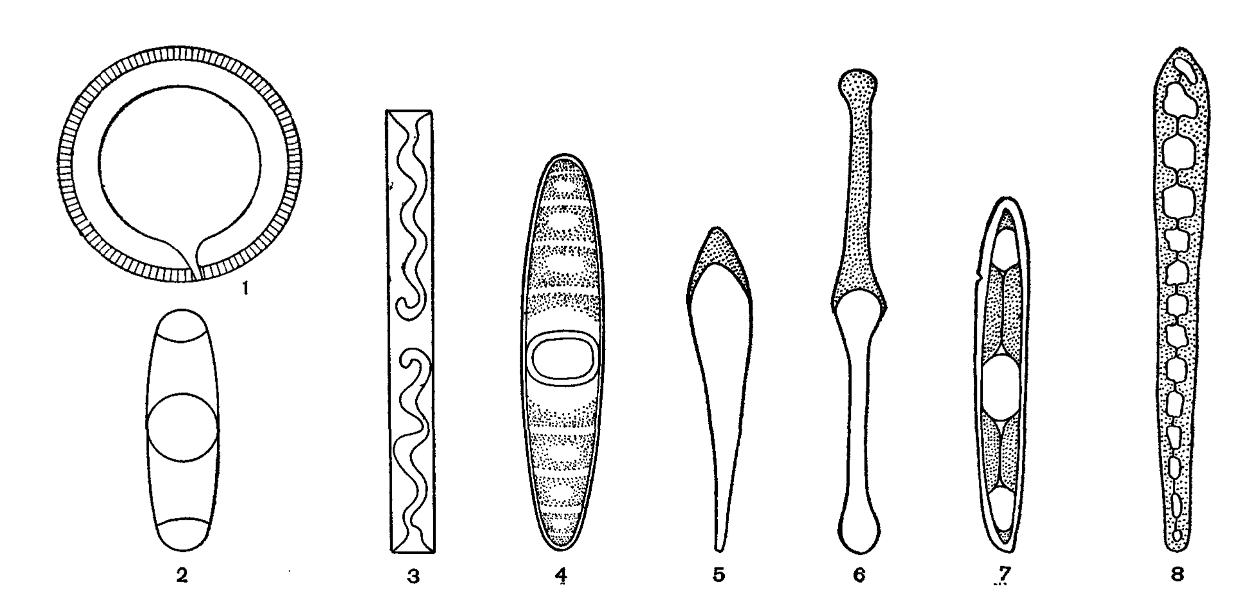


Рис. 88. Форма и расположение септ:

1—3 — вставочный ободок с септой (*1* — у центрической диатомеи Thalassiosira antiqua var. septata, *2, 3*— у пеннатных диатомей: *2* — у Grammatophora marina, *3* — у Gr. serpentina); *4* —септа; *5* — полярная септа (Licmophora ehrenbergii); *6* — септа, занимающая половину панциря (Tabellaria fenestrata); *7* — септа с тремя отверстиями (Rhabdonema adriaticum); *8* — септа с многочисленными отверстиями (Climacosphenia moniligera).

семейств *эпитемиевых* (Epithemiaceae), *нитцшиевых* (Nitzschiaceae) и *сурирелловых* (Surirellaceae) (рис. 85, 86). Он также имеет центральный узелок, но его положение на створке различно у представителей разных родов. У водорослей из рода *эпитемия* (Epithemia) ветви каналовидного шва соединяются под углом и приближены к брюшному краю; у видов рода *ропалодия* (Rhopalodia) шов тянется по спинному краю; у представителей рода *нитцшия* (Nitzschia) находится в киле, расположенном вдоль одного из краев створки (рис. 87, *1*, *2*), а у видов рода *дентикула* (Denticula) проходит более или менее эксцентрично к продольной оси створки. У водорослей из родов *сурирелла* (Surirella) и *кампилодискус* (Campylodiscus) каналовидный шов лежит на краю крыла створки, находящегося на границе с загибом створки и опоясывающего ее. Поэтому при рассмотрении панциря со стороны створки он не виден (рис. 87, *3*, *4*). И только у представителей рода *цилиндротека* (Cylindrotheca) шов спирально окружает панцирь.

Биологическое значение шва в жизни диатомей очень велико: помимо сообщения протопласта клетки с внешней средой, с помощью шва клетки довольно быстро передвигаются по субстрату и в толще воды. В филогенетическом отношении возникновение шва является прогрессивным признаком; он присущ более молодым видам, которые в современных морях и океанах составляют свыше 70% от общего числа диатомей.

Кроме названных структур, у большинства диатомовых водорослей на внешней и внутренней поверхности створок имеются различные образования в виде полых или сплошных выростов, выпуклостей, рогов, щетинок, шипов, шипиков, бороздок, камер, ребер и пр., которые выполняют определенные функции: выделяют слизь, объединяют клетки в колонии, увеличивают поверхность панциря у планктонных видов, обеспечивая плавучесть клетки в воде и т. д.

У некоторых диатомей, имеющих вытянутые створки, на внутренней поверхности вставочных ободков образуются кремнеземные перегородки, или с е п т ы, вдающиеся в полость панциря параллельно плоскости створок. Септы возникают или по всей внутренней поверхности вставочного ободка, или только в одном из его концов. Они обычно хорошо видны со стороны пояска, различны по положению, форме и размерам и имеют одно или несколько отверстий. У диатомей с гетеропольным панцирем септы чаще всего возникают только в широком его конце (род Licmophora), с изопольным панцирем — в любом или в обоих его концах (роды Tetracyclus, Tabellaria). Септы могут быть узкими, или они глубоко вдаются в полость панциря, вплоть до его середины (рис. 88).

У небольшого числа диатомей образуется еще один тип перегородок, так называемые псевдосепты, развивающиеся на внутренней стороне самой створки и вдающиеся в полость панциря в виде короткой и довольно грубой перегородки, видимой со створки и с пояска. В отличие от септ псевдосепты всегда перпендикулярны к створке и возникают одновременно с ней. Представителям рода *мастоглойя* (Mastogloia) свойственны особые образования — камеры, представляющие многоугольные, реже удлиненные пустоты в стенке панциря, открытые внутрь клетки или наружу круглыми отверстиями (рис. 89).

Некоторые детали структуры бывают не видны в световом микроскопе, а обнаруживаются только при больших увеличениях с помощью электронного микроскопа. Все перечисленные структуры обладают четкой, правильной формой и определенным количеством элементов на единицу поверхности. Большинство из них выполняет определенную функцию, обеспечивая приспособляемость диатомей к условиям существования.

СПОСОБЫ ПИТАНИЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Диатомовые водоросли преимущественно фотоавтотрофные организмы, которые в процессе фотосинтеза образуют органическое вещество. В хлоропластах диатомей обнаружено девять пигментов: хлорофиллы *a* и *c*, β- и ε-каротины и пять ксантофиллов — фукоксантин, диатоксантин, неофукоксантины A и B и диадиноксантин. Состав и количество пигментов непостоянно и зависит от интенсивности света, его качества, содержания в воде биогенов, а также от возраста клетки и особенностей ее жизнедеятельности. Количество хлорофилла уменьшается в старых клетках, а недостаток азота и фосфора резко снижает содержание хлорофилла *a*. Недостаток питательных веществ в воде даже при высокой интенсивности света ведет к уменьшению количества пигментов, а обилие питательных веществ даже при слабой освещенности способствует их образованию. Конечным продуктом фотосинтеза являются жиры, а не углеводы.

Интенсивность фотосинтеза на единицу биомассы у планктонных и бентосных диатомей неодинаковая. У бентосных форм она значительно выше, так как их хлоропласты крупнее и имеют более интенсивную окраску. Кроме того, у подвижных форм фотосинтез протекает активнее, чем у неподвижных, и значительно усиливается в период деления клеток. Условия для фотосинтеза у поверхности воды довольно близки к условиям воздушной среды, но резко меняются с погружением водорослей на глубину.

Планктонные диатомовые водоросли, обитающие в пелагиали морей, могут существовать на глубине 100 *м* и более при большой прозрачности воды. Однако с глубиной меняется не только интенсивность освещения, но и качество света вследствие различного поглощения лучей солнечного спектра разной длины волны, что по-разному отражается на разных видах.

Среди планктонных и бентосных диатомей существуют светолюбивые и тенелюбивые виды, отличающиеся интенсивностью фотосинтеза и коэффициентом использования солнечной энергии при одинаковой радиации. У светолюбивых видов максимум фотосинтеза приходится на полдень, а у тенелюбивых — на утренние и послеполуденные часы.

Изучение диатомовых водорослей в культурах позволило выявить большую пластичность диатомей в усвоении как минеральных, так и органических веществ.

Особую роль в жизни диатомовых водорослей играет кремний, который им необходим для построения панциря. Усвоение его происходит в соответствии с ритмом деления клеток и зависит от химических и физических свойств окружающей среды. Деление клеток диатомей происходит нормально, если в воде находится

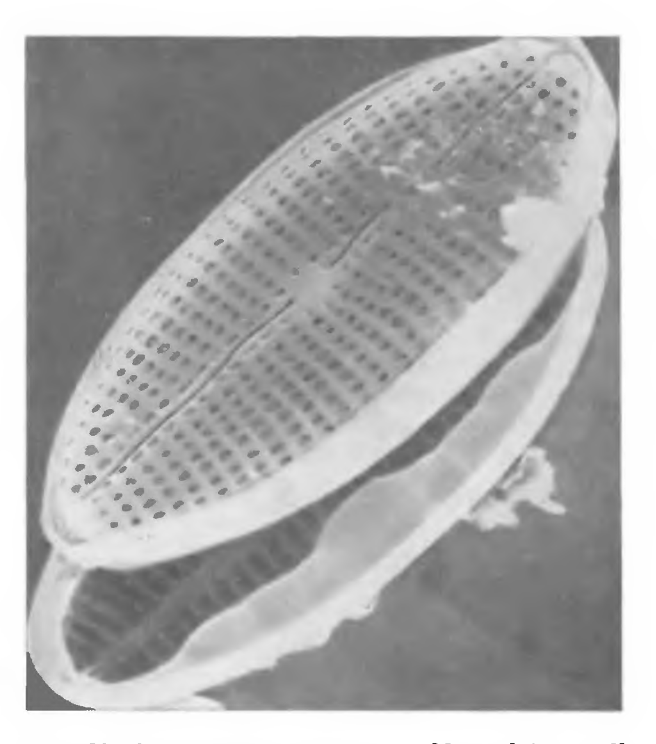


Рис. 89. Раздвинутый панцирь у Mastogloia pusilla, видны камеры (×6000). Электронная микрофотография Н. И. Караевой.

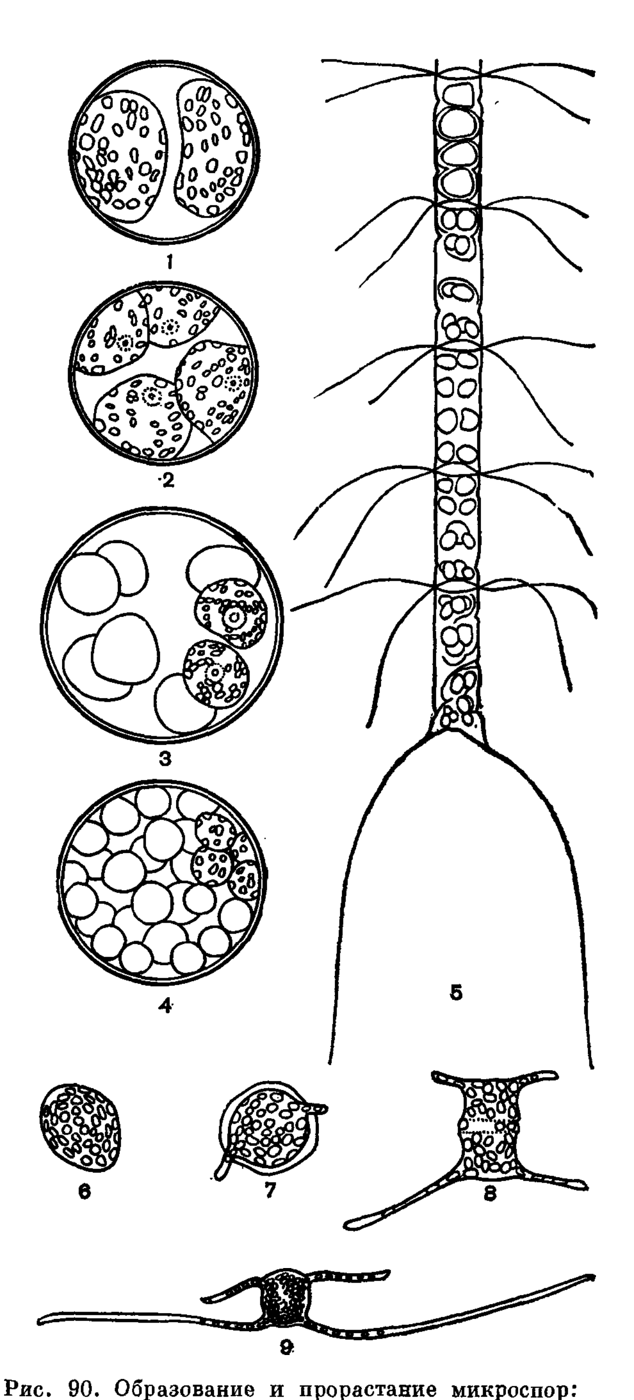


Рис. 90. Образование и прорастание микроспор:

1—4 — последовательные стадии образования микроспор у Coscinodiscus Jonesianus; *5* — различные стадии образования микроспор у Chaetoceros curvisetus; *6—9* — последовательные стадии прорастания микроспор у Ch. danicus.

не менее 5 *мг/л* кремния, а при содержании его около 0,5 *мг/л* деление прекращается.

Усваивается кремний диатомовыми водорослями в виде кремниевой кислоты и органических соединений кремния. Потребность в кремнии у диатомей различная и зависит от местообитания и физиологического состояния клеток. Так, например, бентосные виды, имеющие толстостенный панцирь, нуждаются в большем количестве кремния по сравнению с планктонными формами, обладающими тонкостенным панцирем. В период обильного размножения, которое происходит обычно весной, а у некоторых видов и осенью, диатомеи испытывают наибольшую потребность в кремнии: недостаточное содержание его в воде вызывает замедление темпов деления и приводит к уменьшению толщины панциря.

Помимо неорганических веществ, диатомовым водорослям для роста и развития также нужны небольшие количества органических веществ. Очень хорошее воздействие на них оказывает витамин B_{12}. Изучение органического питания диатомей показало, что они нуждаются в витаминах группы В больше, чем другие водоросли.

Некоторые диатомовые водоросли вообще могут переходить от автотрофного питания к гетеротрофному. Известны даже формы с бесцветными хлоропластами или вовсе без них — эти водоросли являются уже облигатными гетеротрофами.

РАЗМНОЖЕНИЕ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Деление. Чаще всего диатомеи размножаются вегетативным делением клетки на две половины; этот процесс обычно происходит ночью или на рассвете. Темпы деления различны у разных видов и могут меняться даже у одного вида в зависимости от сезона или условий окружающей среды. Весной и в начале лета наблюдается максимальное развитие диатомовых в результате их интенсивного деления. Наличие в воде биогенных веществ способствует делению и росту диатомей.

Опыты показали, что в культуральной среде некоторые планктонные виды могут делиться до 3—8 раз в сутки. Бентосные виды делятся гораздо реже — один раз в 4 дня. Известны случаи еще более редкого деления — один раз за 25 дней. Но эти сведения не абсолютны, и темпы деления могут меняться в зависимости от широтного расположения водоема, его физико-химического режима и, конечно, от особенностей вида.

Процесс деления клетки у диатомей своеобразен из-за наличия твердого панциря. Сначала в протопласте начинают скапливаться капельки масла, а сам протопласт значительно увеличивается в объеме, вследствие чего эпитека и гипотека панциря расходятся, оставаясь соединенными только краями своих поясковых ободков. Протопласт делится на две равные части, а

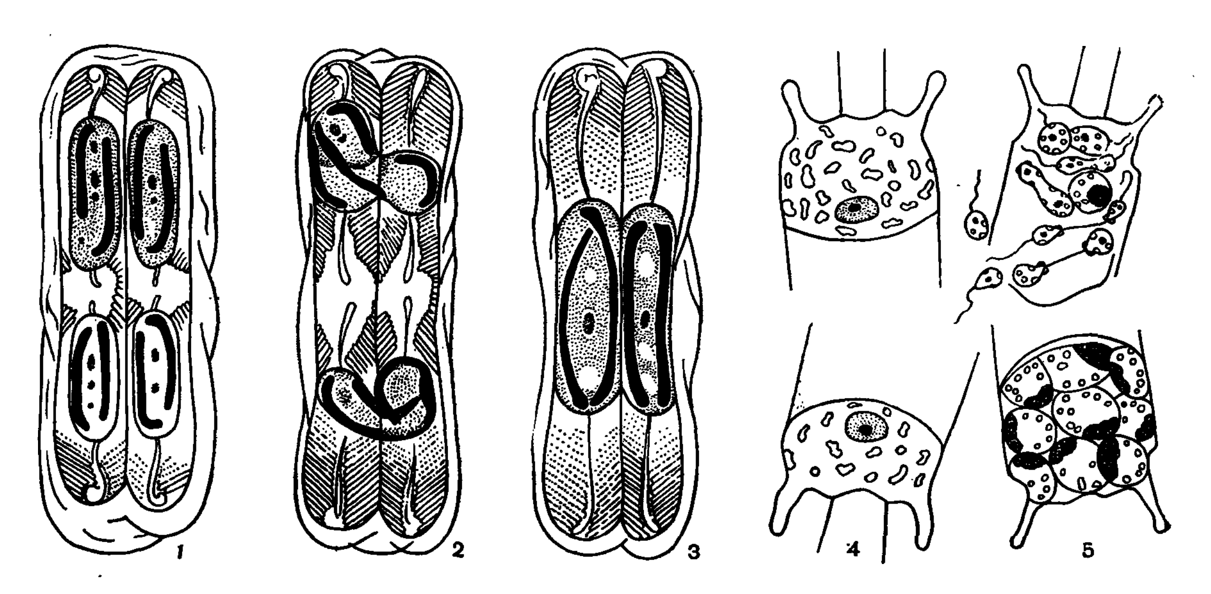


Рис. 91. Половой процесс у диатомей:
1—3 — анизогамный половой процесс у Pinnularia sp.; *4—5* — оогамный половой процесс у Biddulphia mobiliensis.

вместе с ним и хлоропласты. Если хлоропласт один, то он делится пополам; если их много, то в дочерние клетки сначала попадает половина их, а затем они делятся, в результате в дочерних клетках образуется исходное количество хлоропластов. Ядро делится митотически, часто с хорошо заметными хромосомами и центросомой на каждом из образовавшихся полюсов. После окончательного разделения клетки на две каждая из дочерних клеток, получившая лишь половину материнского панциря, сразу же «достраивает» недостающую половину, но обязательно внутреннюю, т. е. гипотеку. Дополнительные образования панциря — вставочные ободки, септы и другие структурные элементы — возникают вскоре после сформирования новой гипотеки. Таким образом, возникшие в результате деления две дочерние клетки оказываются по размерам несходными: одна клетка, получившая эпитеку, сохраняет размеры материнской клетки, а другая, получившая материнскую гипотеку, ставшую в новой клетке эпитекой, приобретает меньшие размеры. В результате после многократных делений происходит постепенное уменьшение размеров клеток у половины каждой данной популяции: у центрических диатомей уменьшается диаметр клеток, а у пеннатных — длина и отчасти ширина клеток. Установлено, что у некоторых видов в процессе делений размеры клеток уменьшаются почти в 3 раза по сравнению с первоначальными.

Микроспоры. У многих планктонных диатомей обнаружены так называемые микроспоры — мелкие тельца, возникающие в клетках в количестве от 8 до 16 и более, а у некоторых видов их бывает и более 100. Наблюдались микроспоры со жгутиками и без них, с хлоропластами и бесцветные. Наиболее часто микроспоры развиваются у видов рода *хетоцерос* (Chaetoceros), и наблюдалось даже их прорастание (рис. 90).

Процесс образования микроспор цитологически не изучен, и природа их точно не установлена.

Половой процесс и образование ауксоспор. Ауксоспорами, т. е. «растущими спорами», называют такие, которые при своем образовании сильно разрастаются и затем прорастают в клетки, резко отличающиеся по размерам от исходных. Способность образовывать ауксоспоры свойственна только диатомовым водорослям, но до сих пор не удалось еще полностью объяснить этот процесс и порождающие его причины. Образование ауксоспор, по всей вероятности, вызывается различными причинами. Согласно наиболее распространенному мнению, оно наступает вследствие многократных делений, приводящих, как это описано выше, к мельчанию клеток. Достигнув минимальных размеров, клетки развивают ауксоспоры, что приводит к восстановлению их размеров. Однако другие исследователи считают, что ауксоспорообразование связано просто со старением клеток, так как его нередко удавалось наблюдать и тогда, когда клетки еще не достигли своих минимальных размеров. С этих позиций ауксоспорообразование рассматривается как процесс «омоложения» клетки. Кроме того, есть наблюдения, свидетельствующие о развитии ауксоспор

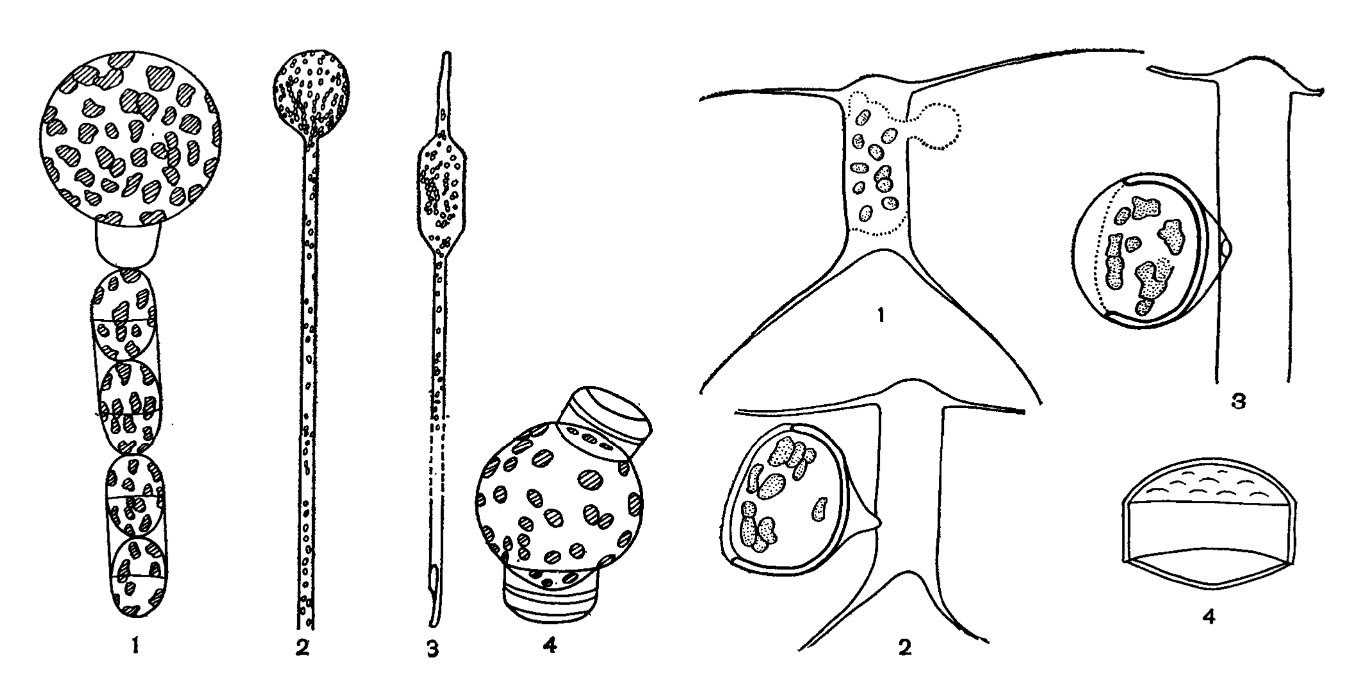


Рис. 92. Ауксоспоры: *1* — Melosira moniliformis, цепочка с конечной ауксоспорой; *2, 3* — Rhizosolenia alata (*2* — начало образования ауксоспоры, *3* — зрелая конечная ауксоспора); *4* — Thalassiosira excentrica, интеркалярная ауксоспора.

Рис. 93. Образование покоящихся спор: *1—4* — последовательные стадии развития споры у Chaetoceros heterovalvatus.

при изменении условий окружающей среды, например при резком понижении температуры воздуха или воды.

Каковы бы ни были причины, способствующие возникновению ауксоспор, установлено главное: ауксоспорообразование всегда связано с половым процессом. У диатомовых водорослей встречаются все три типа полового процесса, вообще известные у водорослей,— изогамный, анизогамный и оогамный, а также некоторые формы редуцированного полового процесса (рис. 91). У пеннатных диатомей половой процесс во всех случаях состоит в сближении двух клеток, в каждой из которых створки раздвигаются и происходит редукционное деление ядра, после чего гаплоидные ядра попарно сливаются и образуется одна или две ауксоспоры. У центрических диатомей попарное сближение клеток отсутствует и ауксоспора образуется из одной клетки, в которой сначала происходит деление материнского диплоидного ядра на четыре гаплоидных ядра, два из них затем редуцируются, а два сливаются в одно диплоидное ядро и образуется ауксоспора.

Все диатомовые водоросли — диплоидные организмы, а гаплоидная фаза у них бывает только перед слиянием ядер в ауксоспоре. Как в первом, так и во втором случае после слияния ядер образуется зигота, которая сразу, без стадии покоя, резко увеличивается в размерах и развивает ауксоспору. По положению и связи с материнской клеткой ауксоспоры бывают разных типов: свободная ауксоспора, конечная, боковая, интеркалярная и полуинтеркалярная (рис. 92).

После созревания ауксоспоры в ней развивается новая клетка, у которой сначала образуется эпитека, а затем гипотека. Первую клетку, возникшую из ауксоспоры, называют инициальной. По размерам она значительно превышает исходную.

Покоящиеся споры. Образованию покоящихся спор обычно предшествует или обильная вегетация вида, или наступление неблагоприятных условий. Протопласт клетки сжимается, округляется, и на его поверхности появляется сначала первичная створка споры, а затем вторичная, обе плотно соединяются краями (поясок у них отсутствует). Створки часто отличаются структурными элементами, они покрыты шипиками, выростами и некоторыми другими образованиями (рис. 93, 94). Обычно у диатомовых водорослей в клетке развивается только одна спора. Спустя определенное время покоящаяся спора, подобно ауксоспоре, увеличивается в объеме и дает начало новой клетке, вдвое большей по сравнению с исходной.

Покоящиеся споры обычно образуют многие морские неритовые диатомеи, а также некоторые пресноводные виды. У представителей многих родов они возникают периодически как обычное явление в жизненном цикле.

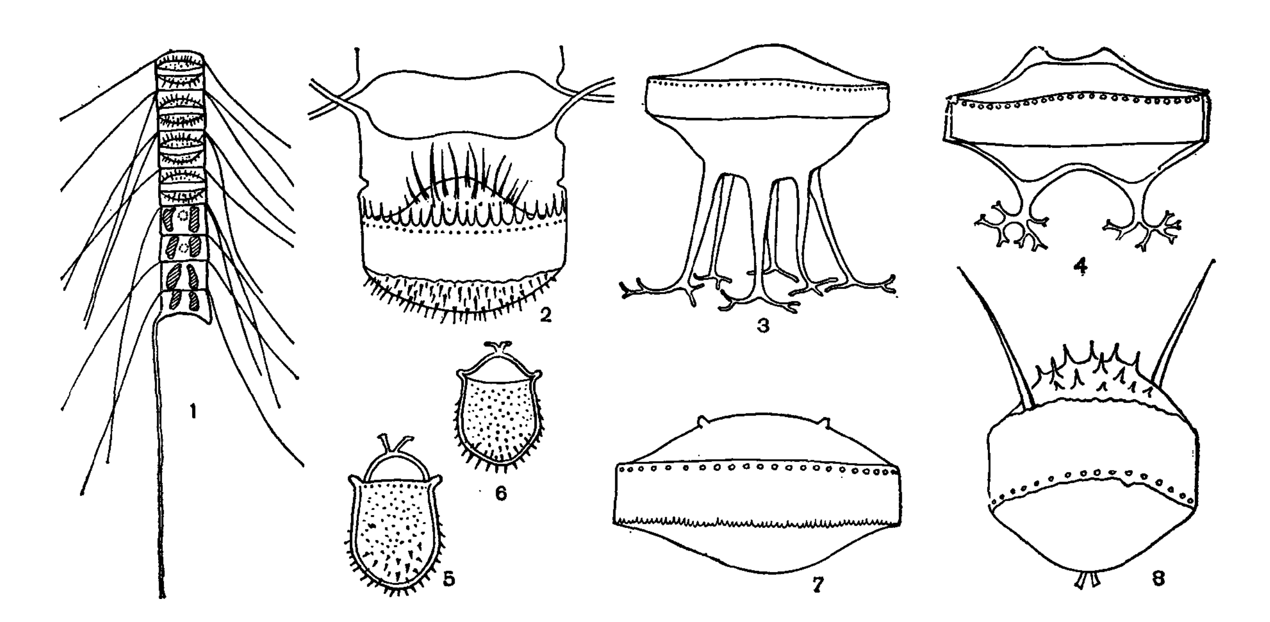


Рис. 94. Различные споры у видов рода Chaetoceros:

1 — Chaetoceros abnormis, цепочка с молодыми спорами; 2 — Ch. seiracanthus; 3 — Ch. subsecundus; 4 — Ch. lorenzianus; 5—6 — Ch. paulsenii; 7 — Ch. compressus; 8 — Ch. rigidus.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Образование колоний. Колонии у диатомовых водорослей бывают различных размеров и формы, это зависит как от количества общей слизи, так и от способа соединения клеток друг с другом (рис. 95). Образуются колонии всегда из одной клетки в результате последовательных и многократных делений ее самой и всех остальных возникающих при этом клеток. Все клетки остаются самостоятельными, и распад колонии не приводит к их гибели. Соединяются клетки при помощи слизи, выростов, шипиков, щетинок, рогов и пр. Колониальные формы обитают как в планктоне, так и в бентосе на различных субстратах — на растениях и животных, на каменистых, песчаных и илистых грунтах, на технических сооружениях и других предметах, введенных в воду человеком.

В слизистых колониях клетки целиком погружены в выделяемую ими самими слизь. Эти колонии часто представлены бесформенными комочками или пленками однородной слизи, в которой клетки расположены беспорядочно. Клетки здесь могут быть подвижными, под микроскопом это создает впечатление движения всей колонии. Есть также вполне оформленные слизистые колонии, имеющие вид простых ветвистых трубок или листовидных пластинок, которые обычно прикрепляются к субстрату, реже свободно плавают. Они могут достигать макроскопических размеров. Слизь в подобного рода колониях дифференцирована на наружный плотный слой и внутренний слой жидкой консистенции, в котором живут и двигаются клетки.

Форма колоний, не имеющих общей слизи, зависит от способа соединения клеток и очертаний створок. Нитевидные колонии образуются в том случае, если смежные клетки цилиндрические, а створки их круглые, причем клетки соединены поверхностью створок (род Leptocylindrus, рис. 95, *1*), мелкими шипиками (род Melosira) или специальными трубковидными выростами (роды Detonula, Stephanodiscus, Cyclotella). В лентовидных колониях клетки уплощенные, со створками линейной формы; соединяются поверхностью створок посредством слизи или мелких шипиков, расположенных по краю створок (роды Fragilaria, Rhabdonema, Achnanthes, Cymatosira, Dimerogramma). Особенно интересны колонии *бациллярии парадоксальной* (Bacillaria paradoxa): благодаря скользящему движению отдельных клеток по продольной оси створки в обе стороны, ее колония меняет форму от широкой ленты до длинной ступенчатой нити. Если клетки клиновидные и имеют булавовидные створки, то колония приобретает вееровидную форму (роды Licmophora, Meridion, Opephora, табл. 10, *8*).

Особенно распространены цепочковидные колонии разнообразной формы. В такие колонии клетки объединяются при помощи слизистых

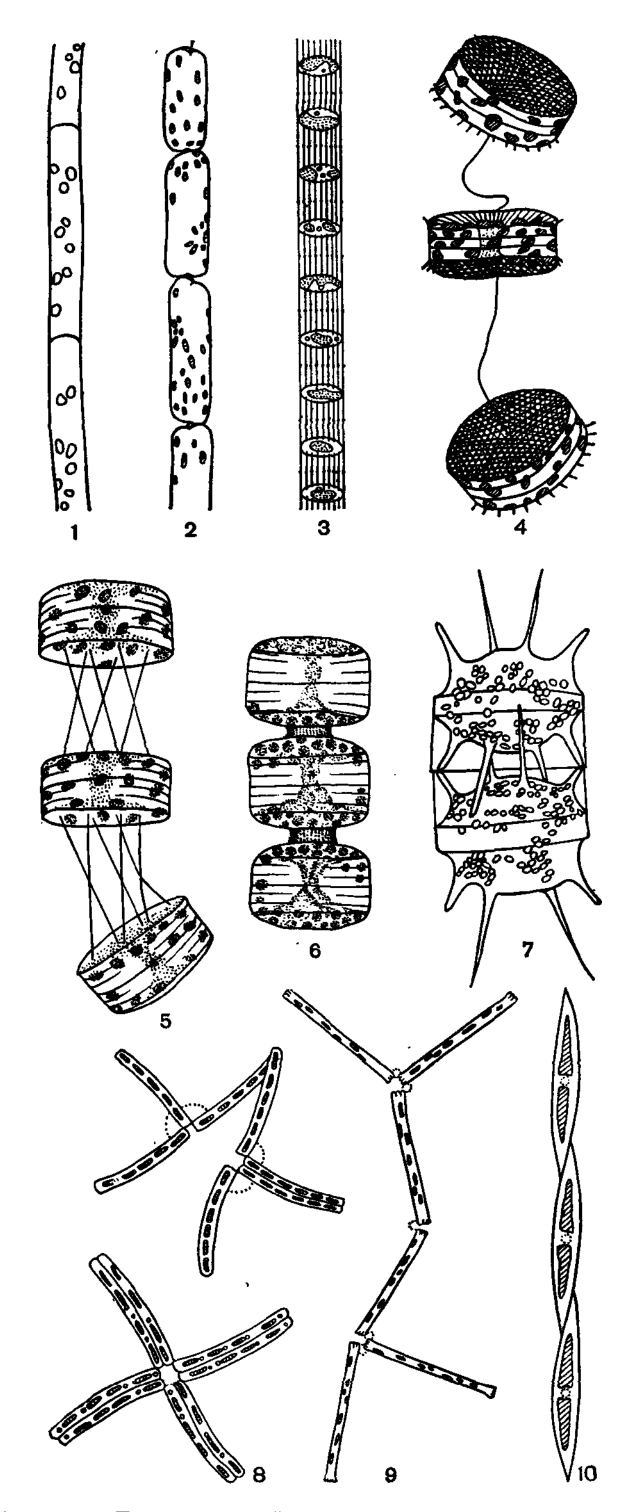


Рис. 95. Типы колоний:

1 — нитевидная колония (Leptocylindrus danicus); *2* — цепочковидная колония (Rhizosolenia fragilissima); *3* — цепочковидная колония (Sceletonema costatum); *4* — гибкая цепочка (Thalassiosira excentrica); *5* — гибкая цепочка (Thalassiosira polychorda); *6* — прямая цепочка (Porosira glacialis); *7* — прямая цепочка, образованная при помощи выростов (Biddulphia mobiliensis); *8* — зигзаговидная цепочка (Thalassionema nitzschioides); *9* — зигзаговидная цепочка (Diatoma elongatum); *10* — нитевидная колония (Nitzschia seriata).

подушечек или тяжей, коротких или длинных трубковидных выростов, рогов, щетинок и шипиков (табл. 10, *7*; рис. 95, *2*—*7*). Клетки, соединенные одним или несколькими довольно длинными слизистыми тяжами, образуют гибкие и непрочные цепочки (род Thalassiosira, некоторые виды Cyclotella). Прямые, часто очень длинные и прочные цепочки образуются путем соединения клеток посредством трубковидных выростов — длинных (род Sceletonema) или коротких (роды Bacterosira, Lauderia), а также щетинок (род Chaetoceros), длинных шипов (род Stephanopyxis), мелких шипиков (Rhizosolenia fragilissima) или рогов (роды Hemiaulus, Biddulphia). В таких цепочках соседние клетки обычно расположены на некотором расстоянии друг от друга, что повышает плавучесть колонии. При свойственном пеннатным диатомеям соединении клеток в колонии попеременно разными углами прямоугольного панциря образуются зигзаговидные цепочки (роды Tabellaria, Grammatophora, Thalassionema, Diatoma и др., рис. 95, *8*, *9*), а если соединение происходит с помощью двух углов одного конца створки, то получается звездчатая колония (роды Asterionella, Thalassiothrix). Клетки в подобных колониях скрепляются слизью, выделяемой специальными слизевыми порами, расположенными на полюсах створки.

Прикрепленные формы часто образуют своеобразные пучковидные или кустиковидные колонии. При этом исходная клетка сначала прочно прикрепляется одним концом к субстрату при помощи слизи, которая выделяется слизевой порой на базальном конце створки и образует слизистую подошву. В процессе последующих делений клеток общая слизистая подошва разрастается и разветвляется, благодаря чему возникает кустиковидная колония с клетками, сидящими на концах студенистых «веточек» (роды Licmophora, Rhoicosphenia, Gomphonema, Cymbella, Didymosphenia, табл. 10, *8*). Если такого разрастания слизи не происходит, то клетки сидят пучками непосредственно на слизистой подошве (роды Synedra, Licmosphenia). Иногда эти колонии достигают макроскопических размеров.

Совершенно уникальна колония Coenobiodiscus muriformis, состоящая из одного слоя в 200—500 клеток, соединенных в поясковой зоне перегородками органической природы. Эти колонии воспроизводятся без прохождения одноклеточной стадии.

Приспособления к планктонному образу жизни. Планктонные диатомеи — это пассивно плавающие организмы, не связанные в своем жизненном цикле с каким-либо субстратом. Основной особенностью их являются различного рода приспособления для уменьшения

массы клеток и увеличения поверхности панциря, способствующие свободному парению в толще воды. Небольшая плотность клеток достигается здесь благодаря малому объему цитоплазмы, мелким хлоропластам и наличию в протопласте значительного количества капелек масла. Интересно, что содержание масла в клетках диатомей во много раз выше, чем в клетках других планктонных водорослей. С другой стороны, панцирь планктонных диатомей, как правило, тоньше и легче, чем у бентосных форм. Он пронизан густо расположенными мельчайшими отверстиями, а форма его обеспечивает бóльшую поверхность на единицу массы. Так, у многих видов клетки приобрели форму тонких и длинных палочек (роды Rhizosolenia, Attheya, Thalassiothrix); у других — форму низкого цилиндра большого диаметра, часто с выростами и шипиками по краю створки (роды Thalassiosira, Bacterosira, Lauderia, Planktoniella). Многие планктонные виды, особенно морские пелагические, несут на своем панцире тонкие и длинные щетинки (роды Chaetoceros, Bacteriastrum, Corethron), способствующие повышению плавучести клетки (табл. 13).

Наиболее эффективное приспособление к парению — это увеличение поверхности путем соединения клеток в колонию. Чем больше поверхность колонии, тем выше ее плавучесть. Кроме того, слизь, выделяемая клетками планктонных видов, легче воды; поэтому она, обволакивая клетки, также препятствует погружению отдельных клеток и колонии в целом.

Кроме морфологических приспособлений к планктонному образу жизни, диатомеи обладают еще физиологической адаптацией, связанной с процессами ассимиляции. Мертвые клетки и покоящиеся споры, когда ассимиляция отсутствует, теряют плавучесть, вследствие чего опускаются на дно.

Способы передвижения. Многие пеннатные диатомовые водоросли способны к активному движению. Они передвигаются по-разному: толчками вперед, назад или слегка в сторону, поворотами с боку на бок и медленным вращением вокруг своей оси. Особый тип движения наблюдается у бациллярии парадоксальной (Bacillaria paradoxa), палочковидные клетки которой, образующие лентовидную колонию, способны перемещаться скользящими движениями одна относительно другой в направлении продольной оси панциря.

Большинство диатомовых водорослей передвигается по субстрату, хотя некоторые движутся и в толще воды. Подвижные диатомеи, как правило, снабжены швом, причем чем сложнее устройство шва, тем совершеннее их движение. Но все же механизм движения до настоящего времени окончательно не объяснен. Существует мнение, что клетки диатомовых водорослей скользят по субстрату благодаря плазматическому потоку в щелевидном шве панциря. Однако движение наблюдалось и у видов, имеющих очень короткий шов на конце створок без центрального узелка, а также в тех случаях, когда клетки были обращены к субстрату поясковой стороной или не соприкасались с опорой, как, например, при вращательном движении.

Одна из причин, вызывающих движение диатомей, — фототаксис. Некоторые виды обладают положительным фототаксисом, другие — отрицательным. Бентосные диатомеи, обитающие на дне, при сильном освещении погружаются в иловую пленку, а при благоприятном для них освещении перемещаются на ее поверхность. Некоторые из них по-разному реагируют на различные цвета спектра. Так, например, Navicula radiosa относится положительно к красным лучам спектра и отрицательно к голубым. Кроме того, на движение диатомовых водорослей отрицательно действуют различные вещества, способные растворять слизь.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Диатомовые водоросли живут повсюду. Многие из них предпочитают водоемы определенного типа, с одинаковым физико-химическим режимом; другие обитают в очень разнообразных водоемах. Диатомеи поселяются в верховых болотах и моховых подушках, на камнях и скалах, в почвах и на их поверхности, на снегу и льду. Водные и внеfísводные местообитания неодинаковы как по видовому составу диатомей, так и по их количеству. Число видов, населяющих вневодные биотопы, невелико, и все они относятся к наиболее широко распространенным представителям отдела. Только почвенные сообщества более богаты в видовом отношении. На снегу и льду диатомеи могут развиваться в массе, и тогда они окрашивают их в бурый цвет.

Водная среда — основное и первичное местообитание диатомей; здесь они возникли и прошли длительный путь эволюции. Они завоевали все типы современных водоемов и принимают участие в образовании различных фитоценозов, преобладая качественно и количественно над другими микроскопическими водорослями. Они живут в океанах, морях, солоноватых, пересолоненных и различного типа пресных водоемах: стоячих — озерах, прудах, болотах, рисовых полях и т. д. — и текучих — реках, ручьях, оросительных каналах и т. д., вплоть

до горячих источников с температурой выше +50 °C. В водоемах диатомовые водоросли входят в различные группировки, основные из них — планктон и бентос.

Морской планктон подразделяется на прибрежный — неритический, обитающий в прибрежной полосе на глубине примерно до 200 *м*, и удаленный от берегов — пелагический, населяющий открытую часть моря. Неритический планктон обилен и разнообразен в видовом отношении. Пелагический (или океанический) планктон беднее и по составу и по количеству. Многие неритические виды обитают в пелагиали, а океанические виды лишь иногда встречаются в неритическом планктоне: они, как правило, нежны и не могут долго существовать в прибрежной полосе из-за разрушающего воздействия прибоя.

Морские планктонные виды принадлежат в основном к группе центрических диатомей, хотя к ним примешиваются и некоторые пеннатные формы. В планктоне пресноводных водоемов, наоборот, преобладают пеннатные диатомеи. В неритическом планктоне часто встречаются бентосные виды, поднятые водой со дна, часть из них обычно быстро снова опускается на дно, тогда как другие могут оставаться в толще воды длительное время (табл. 13).

Бентос в широком смысле включает диатомовые водоросли, обитающие непосредственно на дне и обрастающие различные возвышающиеся над дном субстраты, в том числе и подвижные (буи, корабли, животных и пр.). Жизнь этих диатомей обязательно связана с субстратом — они или прикрепляются к нему, или движутся по его поверхности. Бентосные диатомеи обычно обитают на глубине не более 50 *м*. В морских и пресных водоемах они очень обильны и разнообразны в систематическом отношении (табл. 14).

Наиболее разнообразны по видовому составу и количеству диатомей ценозы обрастаний. Они состоят из колониальных и одиночно живущих форм. В морях обычны представители родов Licmophora, Grammatophora, Achnanthes, Mastogloia, Cocconeis, Synedra; в пресных водоемах — Gomphonema, Cymbella, Tabellaria, Diatoma, Rhopalodia, Cocconeis и пр. Особенно значительны и разнообразны обрастания растений. Обрастания животных исследованы еще недостаточно. В частности, весьма интересен случай массового обрастания диатомей Cocconeis ceticola кожи антарктических китов. Известны диатомовые, живущие на циклопах, тинтинидах и некоторых других животных.

Количество диатомей, обитающих на дне водоемов, зависит от характера грунта и степени его освещенности. На хорошо освещенном илистом грунте они многочисленны, а на песчаном или подвижном грунте их значительно меньше. Как правило, донные диатомеи — это одиночно живущие подвижные формы, способные передвигаться к свету и таким образом выбираться на поверхность при заиливании. В морях это виды родов Diploneis, Amphora, Nitzschia, Surirella, Campylodiscus; в пресных водах также еще Pinnularia, Navicula, Gyrosigma.

Видовой состав диатомовых водорослей в водоемах определяется комплексом физико-химических факторов, из которых большое значение имеет в первую очередь соленость воды. По отношению к солености все диатомеи разделяются на морские, солоноватоводные и пресноводные. Особенно четко проявляется их реакция на содержание в воде поваренной соли NaCl, что позволяет различать у них три группы видов. Первую составляют эвгалобы, для развития которых наличие хлоридов обязательно. Сюда относятся типично морские обитатели (полигалобы) и представители солоноватых вод (мезогалобы), живущие во внутренних морях и опресненных морских бухтах. Во вторую группу входят олигогалобы — обитатели пресных вод с соленостью не более 5‰. Среди них различают галофилов, на которых незначительное повышение содержания в воде NaCl оказывает стимулирующее действие (Cyclotella meneghiniana, Synedra pulchella, Bacillaria paradoxa и др.), и индифферентов — типичных представителей пресных водоемов, но способных переносить незначительное присутствие в воде NaCl, хотя их развитие при этом и подавляется (Asterionella gracillima, Fragilaria pinnata и многие виды родов Cyclotella, Gomphonema, Cymatopleura, Surirella). Третья группа — это настоящие пресноводные виды, на которых даже незначительное присутствие в воде NaCl действует губительно (виды родов Eunotia, Pinnularia, Cymbella, Frustulia). Их называют галофобами.

Таких индикаторов солености, приуроченных к определенным ее величинам, среди диатомовых водорослей довольно много, и их список все время пополняется. Многие диатомовые водоросли настолько чувствительны к содержанию в воде NaCl, что не выдерживают даже незначительного изменения солености,— это так называемые стеногалинные (узкосолевые) виды, к которым принадлежат типично морские обитатели. Однако есть виды, степень чувствительности которых по отношению к NaCl не так высока, и они способны существовать в широких пределах изменения солености воды, от почти пресной до морской,— это эвригалинные (широкосолевые) виды; они обитают в водоемах, где содержание NaCl значительно колеблется.

Не менее важным экологическим фактором в развитии диатомей является температура. В общем эти водоросли вегетируют в широких температурных пределах — от 0 до +50 °С, но все же они чутко реагируют на изменения температуры,— это находит свое выражение в сезонной динамике и пиках развития. Правда, в этом отношении не все диатомеи одинаковы. Существуют эвритермные виды, способные переносить значительные температурные колебания, и стенотермные виды, живущие в узких пределах температурного режима. Для развития большинства диатомей оптимальная температура от +10 до +20 °С, но, кроме них, имеются тепловодные виды, оптимум развития которых приходится на высокую температуру, и холодноводные виды, предпочитающие низкую температуру. Промежуточное положение занимают умеренно холодноводные и умеренно тепловодные виды.

Степень освещенности и качество света также оказывают существенное влияние на развитие диатомовых водорослей в водоемах и определяют закономерности их распределения по глубинам. В свою очередь, освещенность зависит от прозрачности воды, а прозрачность в океанах всегда более высока, чем в пресных водоемах.

Диатомовые водоросли, населяющие как водоемы, так и вневодные биотопы, приурочены к определенным географическим зонам, т. е. имеют определенный ареал. Многие морские виды отличаются строгой зональностью, в то время как другие распространены широко и даже повсеместно. Особенно часто встречаются космополиты среди диатомей, обитающих в пресных континентальных водоемах. Наоборот, известны и эндемичные виды диатомовых, живущие только в каком-нибудь одном или нескольких водоемах одного района. Некоторые водоемы, например озера Байкал и Танганьика, очень богаты эндемиками, значительное количество их обнаружено и в южных морях СССР. Ограниченные ареалы имеют также реликтовые виды, живущие ныне в некоторых древних пресных водоемах — Байкале, Хубсугуле, Эльгыгытгыне, озерах Кольского полуострова, африканских озерах и др. Известны реликты в Черном, Азовском и Каспийском морях, сохранившиеся от верхнетретичных морей Черноморского бассейна.

Закономерности географического распространения диатомей отчетливее всего проявляются в водах Мирового океана. Если принять деление Мирового океана на географические зоны по температурному режиму поверхностных слоев воды, то, как показывает анализ, в двух полярных зонах (арктической и антарктической), где преобладает низкая температура с незначительными годовыми колебаниями (2—3°), обитают холодолюбивые стенотермные виды диатомей. Умеренные зоны обоих полушарий — северного (бореальная) и южного (нотальная)— характеризуются температурным режимом широкого диапазона, здесь годовые колебания доходят до 15—20 °С. Этим зонам свойственны преимущественно эвритермные, а также умеренно холодноводные и умеренно тепловодные виды диатомей, достигающие массового развития в тот или иной сезон. В тропической зоне, где температура поверхностных вод не опускается ниже +15 °С, а годовые температурные колебания незначительны (в среднем около 2°), обитают теплолюбивые стенотермные виды. Некоторые виды диатомей могут обитать в двух смежных зонах — это арктическо-бореальные и бореально-тропические виды, приспособившиеся к широкому температурному диапазону.

Наиболее богата по видовому составу и количеству диатомей бореальная зона, отличающаяся оптимальной для их развития температурой (от +10 до +20 °С). Здесь они вегетируют почти круглый год, но особенно обильно развиваются весной и осенью. В арктической и тропической зонах вегетация диатомей кратковременная: в арктических морях она приурочена к короткому летнему периоду, так как осенний и весенний расцветы диатомей здесь по времени сближаются, в тропических — к более холодному зимнему периоду.

Географические закономерности распределения диатомей в континентальных водоемах выражены значительно менее отчетливо из-за их крайнего типологического разнообразия. Влияние местных экологических условий на водоросли здесь настолько велико, что в большой мере нивелирует облик флоры, отвечающий географическому положению каждого данного водоема. Поэтому различия флористического состава диатомей часто отчетливо проявляются, например, в двух соседних, но типологически неоднородных озерах, в то время как в различных географических зонах, но в водоемах с одинаковыми экологическими условиями флоры диатомей могут оказаться весьма близкими.

ЭВОЛЮЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Диатомовые водоросли — сравнительно молодая группа, но ее эволюция изучена полнее многих других, так как кремнеземные панцири или створки диатомей способны сохраняться в ископаемом состоянии очень длительное время. Сейчас известны ископаемые диатомовые водоросли от раннего мела (мезозойская эра — см. рис. на стр. 356) до современности без пе-

рерывов в отложениях. Это дает возможность проследить их эволюцию в целом и установить филогенетические связи между семействами, родами и отдельными видами. Наиболее полное представление получено о видовом составе бентосных ископаемых видов и неритического планктона, в то время как многие пелагические планктонные виды, имеющие тонкий панцирь, который растворяется в толще воды после отмирания клетки, отсутствуют даже в современных донных осадках.

Первые обнаруженные представители диатомовых водорослей были морскими по происхождению и принадлежали к центрическому типу. С достоверностью известны панцири диатомей из раннемеловых отложений. В позднем мелу флора диатомей была уже богатой и разнообразной по видовому составу; она состояла почти из 300 видов и разновидностей, относящихся к 59 родам. Но это были почти исключительно центрические формы, имеющие довольно примитивный панцирь из двух створок без пояска. Створки были круглыми, треугольными, реже многоугольными, со структурой из крупных ареол, часто с крупными выростами, шипами и выпуклостями, способствующими объединению клеток в колонию. Большинство древних родов были монотипными или включали по 2—3 вида. Диатомеи этого периода, по-видимому, не обладали широкой экологической пластичностью, а были стеногалинными и стенотермными, что способствовало их быстрому вымиранию. Некоторые роды вымерли уже к концу мелового периода (табл. 15, *1—6*).

Для меловой флоры диатомей характерно господство видов из родов Hemiaulus и Triceratium, а также появление первых трех видов пеннатного типа. По морфологической структуре панциря позднемеловые диатомеи сходны с современными. Наиболее примитивными среди них следует считать представителей родов Stephanopyxis и Gladius. Большое видовое разнообразие диатомей в меловой период и достаточно сложная структура их панциря заставляют предположить, что к тому времени эта группа водорослей уже прошла длительный эволюционный путь развития. Естественно думать, что возникновение диатомей произошло в более раннюю геологическую эпоху.

В палеогене (третичный период кайнозойской эры) продолжалось развитие центрических диатомей, появлялись новые роды и виды. Для палеогеновой флоры, обнаруженной на территории СССР, известно более 500 видов и разновидностей. Господствующее положение по разнообразию и обилию видов здесь по-прежнему занимают центрические диатомеи, хотя и пеннатные уже представлены несколькими родами из семейства Fragilariaceae: Grunowiella, Sceptroneis и Rhaphoneis. У водорослей из этих родов панцирь имел еще примитивное строение. Таким образом, эволюция панциря выразилась в удлинении и появлении билатеральной структуры, однако на этой ступени развития он еще лишен шва и клетки неподвижны. К концу палеогена появились уже первые представители диатомей со щелевидным швом, развитым только на одной, а затем и на обеих створках (роды Eunotia, Actinella). Позднее возникли отдельные виды с более высокоорганизованным швом из семейства *навикуловых* (роды Navicula, Mastogloia, Diploneis, Amphora и др.) и, наконец, каналошовные диатомеи — единичные виды одного рода. Палеогеновая флора унаследовала от меловой лишь 30% видов, остальные 70% составили новые формы. Однако многие специфические роды, свойственные палеогену, например Centroporus, Porodiscus, Brightwellia, Corona, Kittonia, Jousea, Grunowiella, Kentrodiscus и многие другие, вымерли в последующие эпохи (табл. 12, *1*, *2*; табл. 15, *8*).

В неогене (вторая часть третичного периода) видовой состав диатомей еще более увеличился — здесь известно свыше 860 видов и разновидностей из 102 родов. Преобладали уже пеннатные формы (60%), хотя в зависимости от меняющихся экологических условий и палеогеографической обстановки в различные периоды неогена по численности превалировали то центрические, то пеннатные диатомеи. Флора неогена унаследовала много родов от палеогена, а некоторые сохранились в ней еще с мела (Melosira, Stephanopyxis, Coscinodiscus, Actinoptychus), но с иным видовым составом. Многие роды (Thalassiosira, Actinocyclus, Chaetoceros, Synedra, Grammatophora, Cocconeis, Mastogloia, Navicula, Amphora и Nitzschia) переживали в неогене бурный расцвет — для них отмечено интенсивное видообразование и широкое распространение. Все эти роды, и даже многие неогеновые виды этих родов, дожили до настоящего времени и обитают в морях бореальной зоны. Кроме того, для неогена характерно последовательное возникновение новых родов, филогенетически связанных между собой в прямой ряд, показывающий постепенные усложнения в строении шва (Rouxia→→Amphipleura→Frustulia→Navicula).

В дальнейшем эволюция диатомей шла по пути совершенствования приспособлений клеток к условиям среды и освоения новых биотопов. Появление клеток с дорсовентральным строением панциря и швом, смещенным к брюшной стороне створки или находящимся в киле (Amphora → Amphiprora → Denticula → Rhopalodia→Bacillaria→Mediaria→Surirella→ Campylodiscus), явилось наиболее прогрессивной сту-

пенью. Совершенствование шва в эволюции диатомей занимает главное место, так как именно это обеспечивало быстрое развитие пеннатных форм, изменившее весь облик флоры водорослей в целом, особенно в бентосе морей и океанов.

Некоторые роды диатомей, возникнув в неогене, просуществовали недолго и вымерли к концу этого периода (Ploiaria, Kisseleviella, Semseya, Mediaria).

Наконец, весьма примечательным для неогена является сильное развитие диатомей в пресноводных водоемах. Хотя первые пресноводные диатомеи были зарегистрированы из позднепалеогеновых отложений озерного происхождения, в полную меру они развились только в неогене.

Правда, вначале пресноводная флора неогена была довольно однообразной и массового развития достигли лишь немногие виды центрических (Melosira и Coscinodiscus) и пеннатных (Tetracyclus, Fragilaria, Eunotia) диатомей. Однако уже для поздненеогеновой флоры характерно значительное разнообразие и обилие видов диатомовых водорослей.

В плейстоцене (начало и середина четвертичного периода) происходит дальнейшее развитие и усовершенствование структуры панциря диатомей, завершающееся в низших слоях голоцена. Флора диатомей плейстоцена по составу родов уже значительно приближается к современной. Филогенетические изменения, которые происходили в это время, выражались главным образом в вымирании одних и возникновении других видов и разновидностей в пределах этих установившихся родов. Большинство видов просуществовало на протяжении всего плейстоцена, другие — недолгое время. Современные материалы позволяют проследить моменты их появления, расцвета и вымирания. Все основные этапы в развитии плейстоценовых диатомей хорошо представлены комплексами морских, солоноватоводных и пресноводных видов, смена которых происходила под влиянием меняющихся условий среды обитания.

Флора современных морей и континентальных водоемов представляет последний этап эволюционного развития диатомовых водорослей. В ней еще сохранились многие древние роды и некоторые виды. Наибольшая преемственность у современной флоры устанавливается с флорой морей и континентальных водоемов плейстоцена, а наиболее характерная ее черта — господство пеннатных форм. В современных морях пеннатные формы составляют 90% бентосных диатомей, а в пресноводном бентосе представители центрических диатомей отсутствуют вовсе. Можно думать, что и в дальнейшем эволюция диатомовых водорослей будет направлена на процветание пеннатных подвижных форм.

Диатомовые водоросли как отдел не имеют прямых родственных связей с другими отделами водорослей. По некоторым отдельным признакам, таким, как общность пигментов, сходство продуктов ассимиляции, наличие кремнеземной оболочки и покоящихся спор, обнаруживается отдаленное родство с отделами золотистых (Chrysophyta) и желто-зеленых (Xanthophyta) водорослей. Некоторые альгологи и сейчас объединяют их в качестве классов в общий отдел Chrysophyta.

Однако правильнее считать диатомовые водоросли самостоятельным монолитным и высокоспециализированным отделом, очень рано отошедшим от общего корня с золотистыми и желто-зелеными водорослями.

РОЛЬ В ПРИРОДЕ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Диатомеи занимают совершенно исключительное по своему значению место в общем круговороте веществ в природе. Будучи мощным и неиссякаемым источником органического вещества, они служат постоянной кормовой базой и первоначальным звеном в пищевых цепях для многих организмов. Отмирая, они дают массу детрита и растворимых органических веществ, идущих на питание бактерий и простейших. Сами по себе они также являются прекрасной пищей для многих беспозвоночных животных. Кроме того, ими питаются некоторые рыбы — сельдь, хамса, сардины и другие, а также молодь многих рыб.

Установлено, что питательная ценность планктонных диатомей велика и не уступает ценности пищевых растений, а в некоторых случаях даже превосходит ее. В частности, содержание белков и жиров у них выше, чем в картофеле и хлебных злаках. Однако диатомеи фитобентоса сублиторали, если учесть протяженность береговой линии, имеют еще большее значение в питании различных водных животных, особенно молоди рыб в прибрежных районах. К тому же и неритический фитопланктон увеличивает свою биомассу за счет значительного количества (более 40%) бентосных диатомей, поднимающихся со дна в толщу воды и способных длительное время существовать в этих условиях. Установлена прямая количественная зависимость между количеством и распределением фито- и зоопланктона, фито- и зообентоса и рыбной производительностью водоемов.

В различных географических зонах в определенные сезоны года численность диатомей мо-

жет достигать нескольких десятков миллионов клеток на 1 *л*, а биомасса — до нескольких граммов в 1 *м*^{3}. Даже в сравнительно бедном фитопланктоном Баренцевом море на площади в 1 *км*^{2} насчитывается до 5000 *т* фитопланктона, основную часть которого составляют диатомеи. По продуктивности их сравнивают с наземными травами и называют «пастбищем морей».

В морских бухтах, загрязненных органическими веществами, планктонные и бентосные диатомеи деятельно участвуют в процессах естественного очищения воды.

Некоторые виды служат хорошими индикаторами загрязнения морской воды различными стоками и нефтепродуктами, их используют при оценке санитарного состояния прибрежных морских вод.

Диатомовые водоросли играют первостепенную роль в осадконакоплении. Непрерывно опускаясь из поверхностных вод и отмирая в бентосе, панцири диатомей скапливаются на дне в огромном количестве, образуя в океанах и пресных водоемах диатомовые илы. Мощные залежи илов известны в отложениях третичного и четвертичного периодов; их образование происходит и в настоящее время, особенно в озерах олиготрофного типа: Байкале, Телецком, Севане, многих озерах Кольского полуострова, Эстонской ССР и Латвийской ССР и др. Сапропели также в значительной мере образованы остатками диатомей, но они отличаются от диатомовых илов меньшим содержанием кремневой кислоты (20—30%) и большим содержанием органики. Сапропелевые илы скапливаются в большом количестве в озерах Среднего и Южного Урала и Казахстана.

Известны породы под названием «диатомит», на 50—80% состоящие из панцирей диатомовых водорослей. Диатомит представляет собой очень легкую, часто рыхлую и пористую породу белого или светло-серого цвета с большим содержанием аморфной кремнекислоты (50—80%). Благодаря своей пористости и адсорбционной способности диатомиты используются в пищевой, химической и медицинской промышленности и в строительстве.

При изучении осадочных пород диатомовые водоросли широко используются в стратиграфических и палеогеографических целях. Видовая и экологическая характеристика комплексов найденных в осадках створок диатомей позволяет судить о процессе образования осадков и условиях среды в период осадконакопления. Количественное распределение диатомей позволяет определять температурные условия, существовавшие во время отложения осадков, и восстанавливать климатическую зональность прошедших эпох.

КЛАССИФИКАЦИЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Изучением диатомовых водорослей занимаются уже почти 150 лет, за этот период была предпринята не одна попытка их систематизации. Все системы диатомей можно разделить на три группы в зависимости от того, какие признаки были положены в их основу: 1) строение клеток и тип колоний; 2) положение, число и форма хлоропластов; 3) форма и детальная структура панциря. Системы первых двух групп оказались неудачными, так как форма колоний и хлоропластов в значительной мере зависит от условий среды и может часто меняться. Даже в пределах одного рода виды имеют различную форму хлоропластов и различное строение колоний в зависимости от того, где они обитают — в планктоне или бентосе. И наоборот, генетически не связанные между собой роды при наличии внешнего сходства по этим признакам включались в одну и ту же систематическую группу. Системы третьей группы базируются на более постоянных признаках — на строении панциря и деталях его структуры, позволяющих устанавливать родственные связи между таксонами. Кроме того, подобные системы имеют еще одно преимущество перед остальными: в них можно охватить не только современные, но и ископаемые формы, а это важно при создании действительно филогенетической системы диатомей.

Первая система, в основу которой была положена морфология панциря, появилась в 40-х годах прошлого столетия. В дальнейшем по мере развития и усовершенствования светового микроскопа эта система упорядочивалась и дополнялась. Наиболее естественной и отвечающей уровню знаний того времени была система Ф. Шютта, опубликованная в 1896 г., в которой все диатомовые водоросли впервые были разделены на центрические с радиальной структурой и пеннатные с билатеральной (перистой) структурой. Окончательно современная система диатомей была сформирована в 30-х годах нынешнего столетия Ф. Хустедтом — крупнейшим диатомологом нашего времени.

Однако и в настоящее время система диатомовых водорослей продолжает претерпевать изменения благодаря новым данным по морфологии, экологии и географии современных и ископаемых форм. В области морфологии большую роль сыграло введение в практику альгологических исследований сначала трансмиссионного электронного микроскопа (начало 40-х годов), а позднее (60-е годы) сканирующего электронного микроскопа, дающего объемное изображение створки или панциря. Особенно ценным оказался трансмиссионный электронный микроскоп при изучении панцирей, имеющих очень

малые размеры или очень нежную структуру, неразличимую в световом микроскопе,— такие панцири считали «бесструктурными». Новые данные о тонкой структуре диатомей, полученные за последние 35 лет с помощью электронного микроскопа и сопоставленные с характеристиками, полученными в световом микроскопе, позволяют составить объективное и детальное представление о структуре панциря того или иного вида, и эти данные сейчас с успехом применяются в таксономии диатомовых водорослей.

В настоящее время известно более 10 000 видов современных и ископаемых диатомей, относящихся примерно к 300 родам. В системе, принятой нами для данной книги, все диатомовые водоросли рассматриваются как совершенно самостоятельный обособленный отдел Bacillariophyta, подразделяющийся на два класса — класс центрических диатомей (Centrophyceae) и класс пеннатных диатомей (Pennatophyceae). В первом классе содержится 5 порядков, во втором — 4 порядка.

КЛАСС ЦЕНТРИЧЕСКИЕ ДИАТОМЕИ (CENTROPHYCEAE)

У центрических диатомей клетки одиночные или соединенные в нитевидные или цепочковидные колонии. Форма панциря может быть различной: цилиндрической, дисковидной, линзовидной, шаровидной, эллипсоидной, бочонковидной, реже призматической, со вставочными ободками различной формы. Створки в очертаниях круглые, эллиптические, треугольные и многоугольные; их поверхность плоская или выпуклая, иногда вогнутая, реже волнистая. Ареолы на створках расположены беспорядочно или радиальными, спиральными и тангенциальными рядами; по краю створки размещаются различного рода крупные и мелкие выросты или шипы, при помощи которых клетки могут соединяться в колонии, кроме того, имеются еще рога, щетинки и пр. Хлоропласты обычно в виде многочисленных мелких зерен или одной или нескольких пластинок.

Центрические диатомеи — преимущественно морские формы, обитающие в неритическом и океаническом планктоне; в пресных водоемах их мало. Это очень древняя группа, представители ее известны с раннего мела; к настоящему времени многие роды целиком вымерли, из других родов только некоторые виды.

Пять порядков, на которые в настоящее время делят этот класс, различают в основном по форме панциря и очертаниям створок. Из них водоросли первых трех порядков (Coscinodiscales, Actinodiscales и Aulacodiscales) характеризуются преимущественно низкоцилиндрическим панцирем с круглыми створками различного строения; у представителей четвертого порядка (Soleniales) панцирь высокоцилиндрический или палочкообразный, а створки круглые или эллиптические; диатомеи пятого порядка (Biddulphiales) имеют панцирь призматический или цилиндрический, со створками разных очертаний, часто с выростами или выпуклостями на них.

ПОРЯДОК КОСЦИНОДИСКОВЫЕ (COSCINODISCALES)

У представителей порядка клетки одиночные или соединены в нитевидные и цепочковидные колонии. Панцирь линзовидный, эллипсоидный, шаровидный и цилиндрический. Створки в очертании круглые. Структура стенки створок представлена ареолами и ребрами, имеются также различного рода выросты.

Порядок включает 4 семейства и много родов.

Семейство мелозировые (Melosiraceae)

Это семейство — одно из основных в порядке. Клетки здесь обычно соединены в колонии, реже одиночные. Панцирь от линзовидного до цилиндрического. Створки плоские, иногда сильно выпуклые. Известны ауксоспоры и покоящиеся споры. Включает современные и вымершие роды. Наиболее развиты и распространены 3 рода.

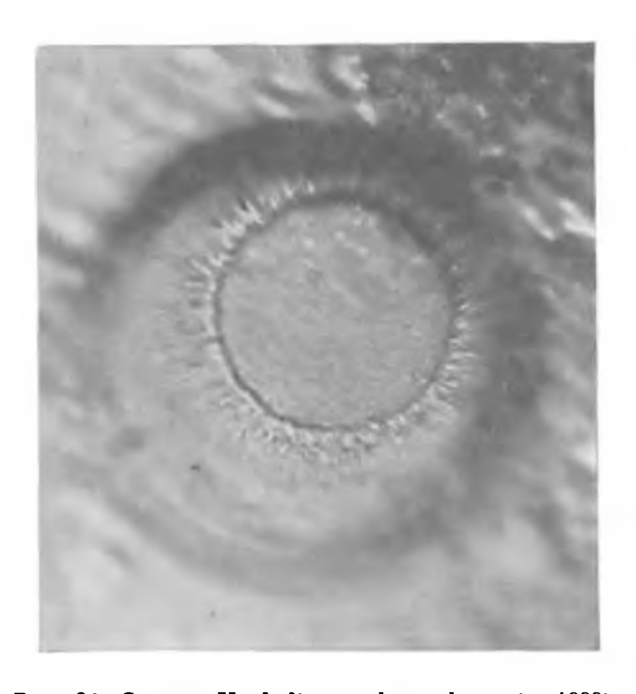
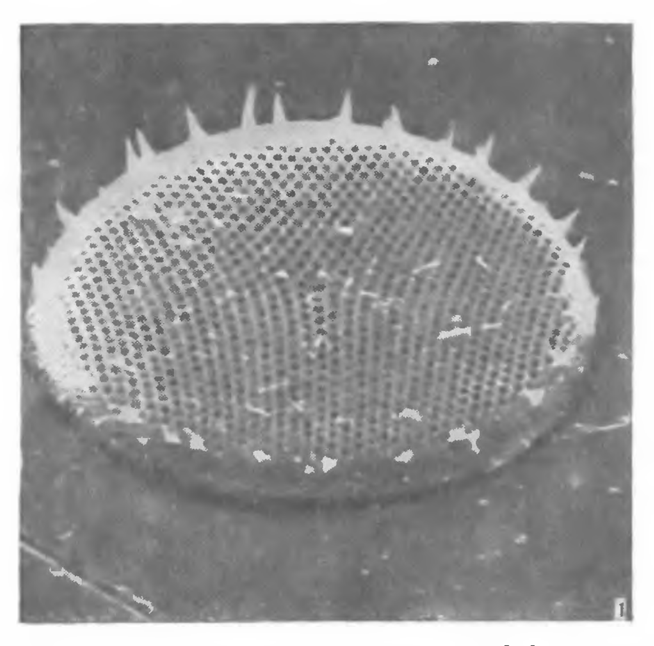


Рис. 96. Створка Hyalodiscus sphaerophorus (× 1000). Микрофотография И. В. Макаровой.



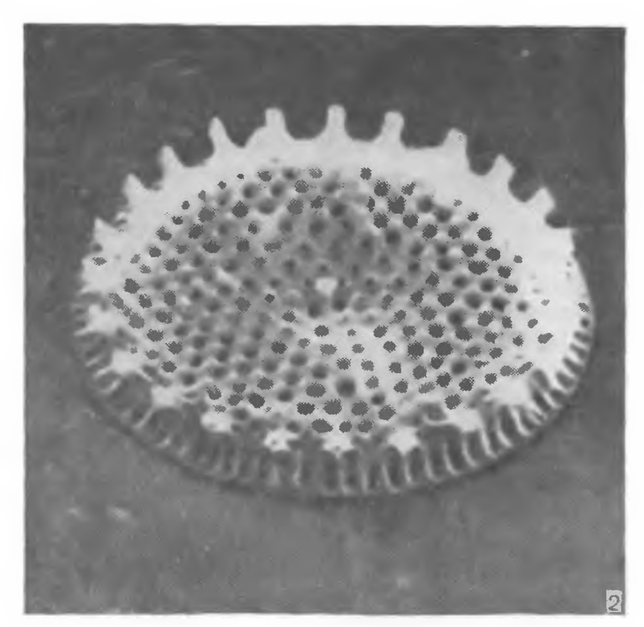


Рис. 97. Различная структура створок у Thalassiosira:
1 — T. excentrica; 2— T. pacifica (×2000). Электронные микрофотографии И. В. Макаровой.

Род *мелозира* (Melosira, табл. 10, *3*; 11, *1*) широко представлен в планктоне и бентосе водоемов всех типов — пресноводных, солоноватоводных и морских. Клетки соединены в плотные нитевидные колонии. Панцирь цилиндрический, реже эллипсоидный или почти шаровидный. Створки плоские. Известны ауксоспоры и покоящиеся споры.

Род *гиалодискус* (Hyalodiscus, табл. 10, *4*; рис. 96) объединяет виды с одиночными клетками или соединенными слизистыми прослойками по 2—6. Панцирь у них линзовидный до сферического. Створки выпуклые, но середина их плоская или немного вогнутая, утолщенная, резко отграниченная от остальной части. Известно около 15 современных и ископаемых морских видов. Современные виды встречаются среди обрастаний в литоральной и сублиторальной зонах.

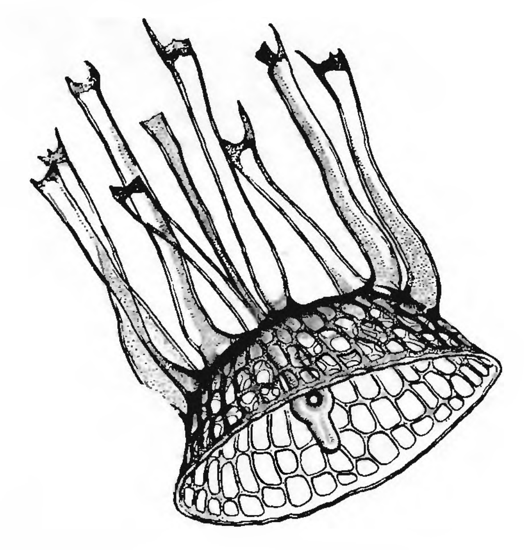


Рис. 98. Створка с двумя типами трубковидных выростов у Sceletonema costatum (×14 000). По электронной микрофотографии И. В. Макаровой.

Род *стефанопиксис* (Stephanopyxis, табл. 15, *3*) отличается клетками, соединенными в цепочки при помощи длинных шипов. Панцирь цилиндрический или шаровидный. Створки выпуклые, в форме колпачка или чаши. Известно более 40 видов, преимущественно вымерших. Современные виды обитают в морском неритическом планктоне.

Семейство талассиозировые (Thalassiosiraceae)

Клетки талассиозировых объединены в колонии при помощи трубковидных выростов, сцепляющихся друг с другом, или студенистых тяжей, выходящих из этих выростов; одиночными клетки бывают редко. Панцирь с пояска четырехугольный, створки круглые. У представителей некоторых родов известны покоящиеся споры. Семейство объединяет 11 родов, обитающих главным образом в морском планктоне. Приводим 3 из них.

Род *талассиозира* (Thalassiosira, табл. 13, *4—6*; рис. 97) — обширная группа (около 80 современных и ископаемых видов), широко

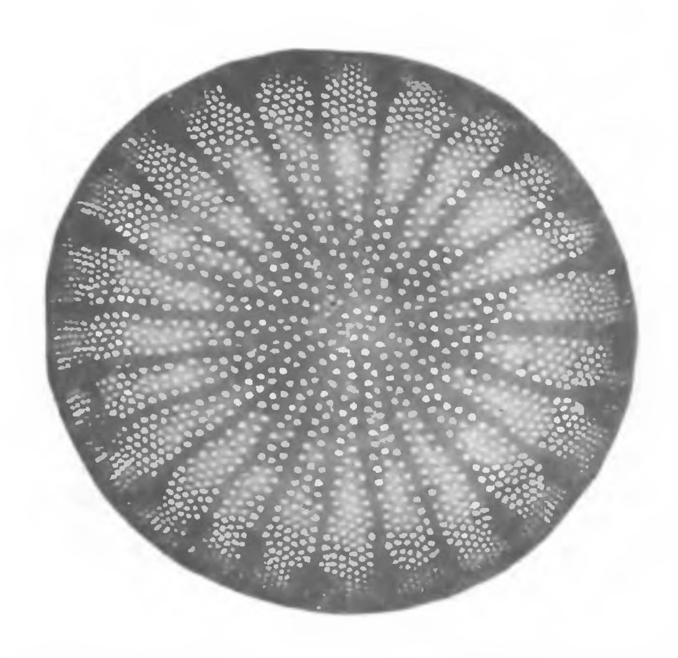


Рис. 99. Структура створки у Stephanodiscus tenuis (×6400). Микрофотография С. И. Генкала.

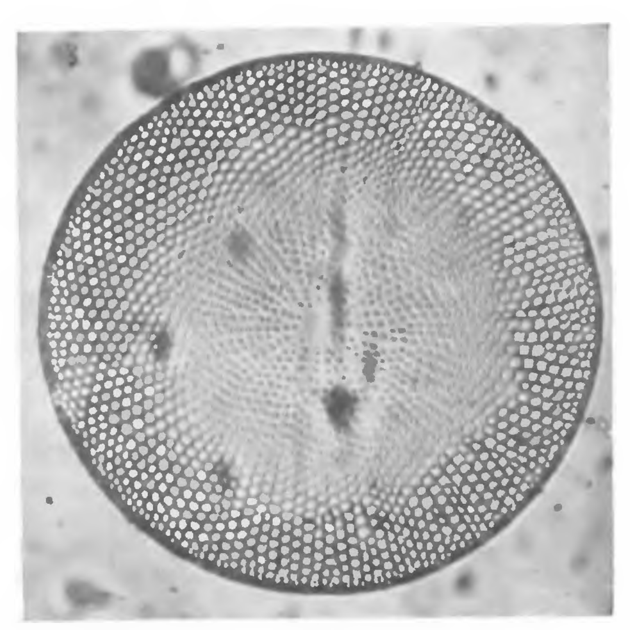


Рис. 100. Структура створки у Coscinodiscus gigas (×1000). Микрофотография И. В. Макаровой.

представленная в планктоне морей и солоноватых водоемов всех географических зон. Клетки у этих водорослей соединены в рыхлые цепочки с помощью одного или нескольких студенистых тяжей. Панцирь имеет вид низкого барабана. Створки плоские или слегка вогнутые или выпуклые посредине. Известны споры и ауксоспоры.

Род *сцелетонема* (Sceletonema, табл. 13, *7*; рис. 98) включает виды, у которых клетки соединены в плотные цепочки длинными трубковидными выростами, расположенными по краю диска створки. Форма панциря варьирует от линзовидной до цилиндрической. Створки плоские или выпуклые. Видов в состав рода входит немного. Это морские и солоноватоводные водоросли, исключительно планктонные, эвригалинные и эвритермные.

Род *стефанодискус* (Stephanodiscus, табл. 13,*1*; рис. 99) характеризуется клетками одиночными или плотно соединенными короткими трубковидными выростами в нитевидные колонии. Панцирь низкоцилиндрический. Створки круглые, плоские или концентрически-волнистые. Представители рода широко распространены в планктоне пресных и солоноватых водоемов. Известны и ископаемые виды.

Семейство косцинодисковые (Coscinodiscaceae)

Клетки у косцинодисковых обычно одиночные. Панцирь низкоцилиндрический, эллипсоидный или бочонковидный. Створки круглые, плоские, выпуклые, вогнутые или концентрически-волнистые, с разнообразными выростами. Включает около 10 современных и вымерших родов.

Род *косцинодискус* (Coscinodiscus, табл. 13, *2*; рис. 100) — основной род семейства, богатый видами и разновидностями (их более 300), преимущественно морскими, пелагическими и неритическими. Многие виды известны и в ископаемом состоянии, некоторые вымерли. Клетки у этих водорослей всегда одиночные. Панцирь низкоцилиндрический, редко клиновидный. Створки плоские, выпуклые, изредка концентрически- или тангенциально-волнистые. По краям створок часто имеется кольцо мелких щелевидных выростов, а иногда 1—2 крупных выроста.

ПОРЯДОК АКТИНОДИСКОВЫЕ (ACTINODISCALES)

В состав этой группы входят диатомовые водоросли с одиночными или соединенными в короткие цепочки клетками; панцирь у них низкоцилиндрический или эллипсоидный; створки в очертаниях круглые, эллиптические, реже треугольные или многоугольные. Стенки створок пронизаны ареолами, часто поверхность створок разделена гиалиновыми ребрами на радиальные секторы. По краю створок нередко развиты шипы, а на полюсах — выросты.

Порядок включает 4 семейства, из которых наиболее широко представлены в современной и ископаемой флоре 2.

К семейству *актиноптиховых* (Actinoptychaceae) относят несколько родов, характеризующихся одиночными клетками с низкоцилиндрическим панцирем и круглыми створками. Поверхность створок слегка вогнутая или радиально-волнистая, разделенная ребрами на 6 или более секторов, имеющих довольно сложную структуру.

Род *актиноптихус* (Actinoptychus, табл. 12, *3*; табл. 14, *9*) основной в семействе. Это древняя и обширная группа, включающая около 100 современных и ископаемых видов.

Семейство *астеролампровых* (Asterolampraceae) включает одноклеточные диатомеи с низкоцилиндрическим панцирем. Створки у них круглые или овальные, слегка выпуклые или со слабой радиальной волнистостью. Центр створки бесструктурный, периферическая часть ареолированная и разделенная гиалиновыми участками на клиновидные секторы. Включает 2 рода.

Род *астеромфалус* (Asteromphalus, табл. 13, *3*)— основной в семействе, виды его обитают в южных морях и океанах и известны также в ископаемом состоянии.

ПОРЯДОК АУЛАКОДИСКОВЫЕ (AULACODISCALES)

У аулакодисковых клетки одиночные, панцирь низкоцилиндрический, реже призматический. Створки в очертаниях круглые, редко трех-четырехугольные, плоские или выпуклые, редко волнистые. Стенки створок пронизаны ареолами, расположенными радиальными рядами, часто образующими пучки, реже тангенциальными рядами. На створках имеются также выросты, от одного до многих, иногда еще и ребра.

Порядок включает 3 семейства, преимущественно с вымершими родами.

Семейство *актиноцикловых* (Actinocyclaceae)— основное семейство порядка, содержащее только один род *актиноциклус* (Actinocyclus, табл. 13, *8*). Он включает около 10 морских современных и ископаемых видов, обитающих в прибрежных, часто опресненных участках морей.

ПОРЯДОК СОЛЕНИЕВЫЕ (SOLENIALES)

Представители этого порядка имеют клетки одиночные или соединенные в нитевидные колонии. Панцирь у них удлиненно-цилиндрический, часто с многочисленными вставочными ободками различной формы, поэтому почти всегда виден сбоку. Створки в очертаниях круглые или эллиптические, часто очень выпуклые, нередко в виде заостренного колпачка с шипом на вершине. Структура стенки створок очень нежная, из мелких ареол, обычно невидимых в световой микроскоп.

Порядок объединяет два семейства, которые включают главным образом современные морские планктонные виды.

Семейство *ризосолениевых* (Rhizosoleniaceae)— центральное семейство порядка. В его составе несколько родов. Род *ризосоления* (Rhizosolenia, рис. 79, *3—5*; 95, *2*) — самый обширный, он объединяет главным образом планктонные морские виды. Клетки у них одиночные, реже соединены в короткие колонии при помощи центрального шипа. Панцирь часто имеет вид длинной палочки, изредка слегка изогнутый, с многочисленными вставочными ободками. Створки обычно в виде эксцентрического колпачка с вытянутой верхушкой, заканчивающейся шипом или длинной щетинкой, реже створки слегка выпуклые с шипиком в центре или у края.

ПОРЯДОК БИДДУЛЬФИЕВЫЕ (BIDDULPHIALES)

У представителей порядка клетки одиночные или соединены в цепочковидные колонии при помощи щетинок, рогов и шипов; панцирь цилиндрический или призматический, реже эллипсоидный; створки в очертаниях круглые, эллиптические, трех- или многоугольные, на полюсах с выростами в виде рогов или полых шипов или с длинными щетинками. Структура стенки створок с очень нежными или крупными ареолами. Известны ауксоспоры, микроспоры и покоящиеся споры.

Биддульфиевые — обширный порядок, включающий 5 семейств преимущественно с морскими видами. Из них 4 семейства с большим количеством представителей.

Семейство *хетоцеровых* (Chaetoceraceae) — русское название «щетинкорогие» — наряду с вымершими родами содержит большой род *хетоцерос* (Chaetoceros), хорошо представленный в современной флоре (табл. 10, *7*; рис. 101). Он объединяет виды, у которых клетки соединены в цепочки, прямые, изогнутые или скрученные вокруг своей оси. Панцирь у них низко- или высокоцилиндрический. Створки круглые или эллиптические, плоские, выпуклые или вогнутые, с длинными щетинками, расположенными одна против другой у края створки. Одноименные щетинки двух соседних створок близ своего основания изгибаются, перекрещиваются и соприкасаются, а иногда и срастаются, что придает прочность всей колонии. Конечные щетинки в цепочке часто отличаются от остальных щетинок длиной, толщиной и направлением. Известны ауксоспоры, микроспоры и покоящиеся споры различной формы и структуры (рис. 94). Ископаемые виды пред-

ставлены только спорами. Известно более 100 видов этого рода, обитающих в неритическом и океаническом планктоне морей и океанов, а также в солоноватых и пресных (два вида) водоемах.

Семейство *трицератовых* (Triceratiaceae) включает морские роды с большим количеством вымерших видов. Род *трицератиум* (Triceratium, табл. 12, *5*) — обширная группа, представители которой имеют панцирь в виде трех-, четырех-, иногда пятигранных призм с грубой структурой. Створки в очертании трех-, четырех- или пятиугольные, изредка эллиптические.

Семейство *биддульфиевых* (Biddulphiaceae) характеризуется клетками, живущими одиночно или соединенными в цепочки, с панцирем в виде коробки, эллипсоида, цилиндра или трех- и многогранной призмы. Створки круглые, эллиптические, ромбические или трех- и многоугольные, плоские или выпуклые с длинными выростами или низкими выпуклинами на полюсах. Содержит 5 родов, из которых наиболее интересны 2.

Род *биддульфия* (Biddulphia, табл. 10, *2*; табл. 13, *9*) имеет клетки, часто соединяющиеся в прямые или зигзаговидные цепочки. Панцирь цилиндрический, створки круглые или эллиптические (рис. 102). На полюсах створок по одному или по нескольку выростов различной высоты и формы, на середине — длинные щетинки и мелкие шипики. Известно около 30 морских видов, из них многие вымерли. Эти водоросли населяют планктон и бентос литорали.

Род *киттония* (Kittonia, табл. 12, *1*) включает виды, у которых панцирь эллипсоидный или в виде трехгранной призмы. Створки эллиптические или треугольные. Поверхность створки неровная, в средней части выпуклая, с кратерообразным углублением в центре. На створках по 2—3 длинных полых выроста, расположенных под углом к поверхности и заканчивающихся большой круглой пластинкой в виде воронки. Известно только 3 морских вымерших вида.

Семейство *хемиауловых* (Hemiaulaceae) включает три морских рода. Род *хемиаулус* (Hemiaulus) — самый обширный и интересный (табл. 15, *4*). У его представителей панцирь эллипсоидный или цилиндрический, прямой или слегка изогнутый. Створки эллиптические. По продольной оси створки на ее полюсах имеются длинные или короткие выросты — рога различной формы, заканчивающиеся на концах одним — четырьмя шипами. Поверхность створок гладкая или бугристая благодаря бороздам, от которых внутрь панциря отходят перегородки (псевдосепты). По краю створки проходит гиалиновый кант, иногда он поднимается до вершины выростов. Обнаружены покоящиеся споры. Известно около 50 морских видов, в большинстве вымерших.

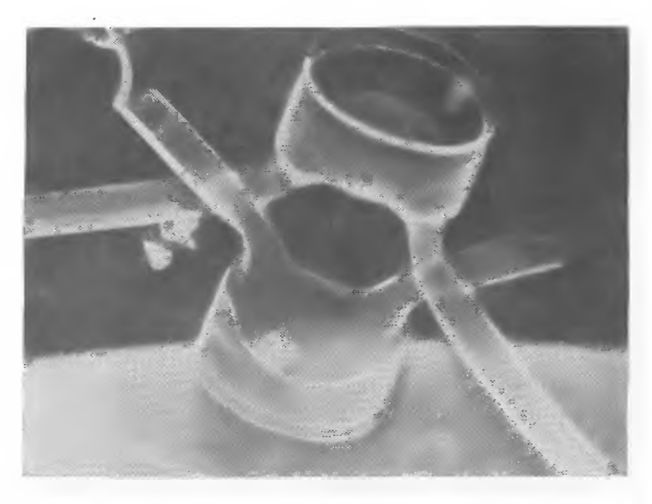


Рис. 101. Две половинки панциря со скрещенными щетинками соседних створок у Chaetoceros sp. (×1000). Электронная микрофотография И. В. Макаровой.

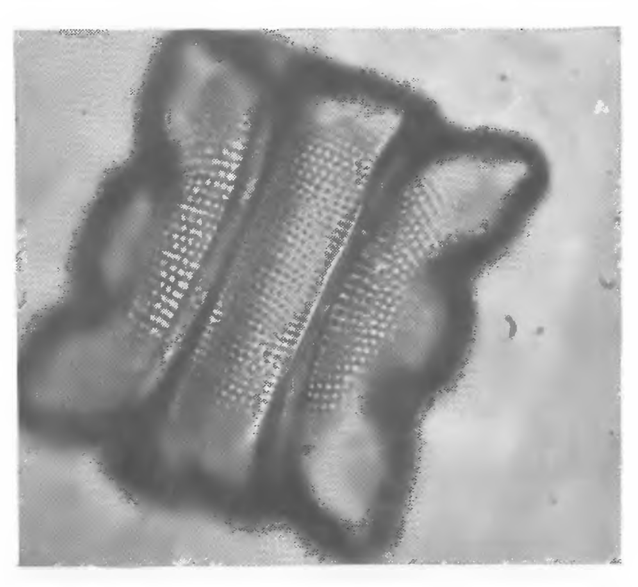


Рис. 102. Панцирь Biddulphia aurita со стороны пояска (×1000). Микрофотография А. И. Прошкиной-Лавренко.

КЛАСС ПЕННАТНЫЕ ДИАТОМЕИ (PENNATOPHYCEAE)

У пеннатных диатомей клетки одиночные или соединены в колонии различного типа. Панцирь симметричный по продольной оси, изопольный, реже гетеропольный, иногда дорсовентральный, редко асимметричный, с пояска линейный, таблитчатый, клиновидный, прямой, иногда S-образно-изогнутый, часто с вставочными ободками и септами. Створки в очертаниях бывают



Рис. 103. Форма и структура панциря у Fragilaria pinnata (×8800). Электронная микрофотография Н. И. Караевой.

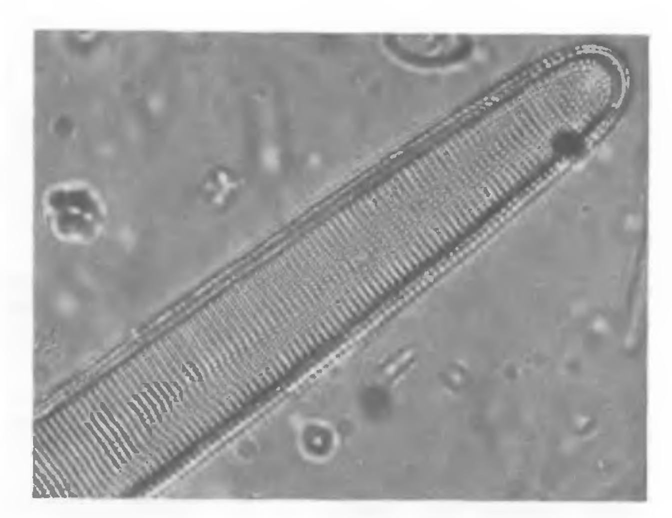


Рис. 105. Synedra baculus, часть створки (×1000). Микрофотография А. И. Прошкиной-Лавренко.

линейные, ланцетные, эллиптические, реже булавовидные, симметричные по отношению к продольной и поперечной плоскостям, реже по отношению только к одной из плоскостей. Структура створок симметричная, из мелких или крупных ареол, расположенных обычно поперечными параллельными рядами, которые у полюсов створки несколько сходятся или радиально расходятся к ее краям. Иногда имеются еще поперечные ребра, слизевые поры и одиночные щелевидные выросты или мелкие многочисленные шипики. По продольной оси створки проходит бесструктурная узкая полоса — осевое поле, прерывающее ряды ареол или штрихи и ребра; в середине створки осевое поле часто расширяется, образуя среднее поле. У большинства видов вдоль середины осевого поля расположен щелевидный шов, иногда шов сдвинут к краю створки или находится в киле (каналовидный шов). Хлоропласты в виде одной или нескольких крупных пластинок, реже многочисленных мелких пластинок.

Пеннатные диатомеи — пресноводные и морские формы, обитающие в бентосе на различных субстратах, и только единичные виды планктонные. Класс пеннатных диатомей мо-

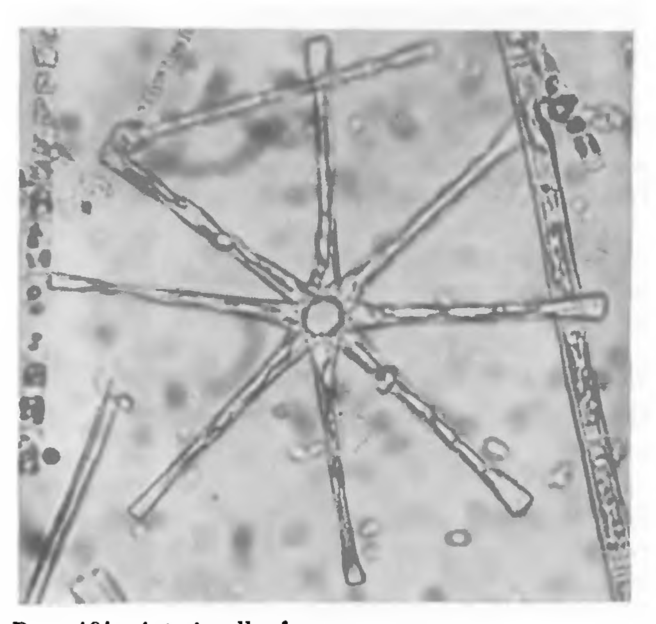




Рис. 104. Asterionella formosa:
слева — колония; справа — конец створки (1—×1000, 2—×9400). Микрофотографии Л. Н. Волошко.

ложе центрических, окончательно он сформировался лишь в конце миоцена.

Четыре порядка, на которые в настоящее время делят этот класс, различаются в основном степенью развития шва, по ним можно проследить эволюцию этого признака, начиная со створок без шва (порядок Araphales), затем со щелевидным швом на одной створке (порядок Monoraphales) и на двух створках (порядок Diraphales) и кончая наличием на обеих створках наиболее сложного каналовидного шва (порядок Aulonoraphales).

ПОРЯДОК БЕСШОВНЫЕ (ARAPHALES)

У представителей порядка клетки одиночные или соединены в пучки или звездчатые и зигзаговидные колонии. Панцирь прямой, иногда со вставочными ободками и септами. Створки от эллиптических до линейных, иногда булавовидные.

Стенки створок пронизаны ареолами, расположенными поперечными рядами, иногда чередующимися с поперечными грубыми ребрами. Осевое поле от нитевидного до широколинейного. Щелевидный шов отсутствует.

Порядок включает 2 семейства.

Семейство фрагилариевые (Fragilariaceae)

Клетки фрагилариевых одиночные или собраны в колонии разной формы. Панцирь с пояска линейный, таблитчатый или клиновидный. Створки от линейных до эллиптических, реже ромбические, булавовидные или слегка изогнутые.

Известно более 20 родов в современных водоемах и в ископаемом состоянии. Приводим наиболее обширные и интересные.

Род *фрагилярия* (Fragilaria, рис. 103) содержит около 30 современных и ископаемых видов, обитающих преимущественно в пресных водоемах, в бентосе, реже в планктоне. Клетки собраны в лентовидные или зигзагообразные колонии. Панцирь с пояска узкий, линейный. Створки в очертании от узколинейных до ланцетных, часто расширенные посередине, иногда волнистые, редко треугольные.

Род *астерионелла* (Asterionella, рис. 104) включает 2 пресноводных и несколько морских видов, все планктонные.

Клетки у них образуют звездчатые колонии. Панцирь с пояска линейный, гетеропольный. Створки узколинейные, с головчатыми концами, разной ширины. В пресных водоемах эти диатомеи встречаются очень широко, их легко узнать по характерной форме колоний.

Род *синедра* (Synedra, рис. 105) — обширная и широко распространенная группа. Клетки этих водорослей живут одиночно или соединены в пучковидные колонии. Панцирь с пояска палочковидный. Створки прямые, линейные, к концам суженные. Часто на одном конце створок бывает щелевидный вырост. В морских, солоноватых и пресных водоемах известно более 100 видов, населяющих бентос и обрастания, редко планктон.

Рис. 106. Tabellaria fenestrata:
1 — форма и структура створки; *2* — вид со стороны пояска.

Род *глифодесмис* (Glyphodesmis, табл. 14, *5*) содержит несколько морских сублиторальных видов. Клетки соединены в лентовидные колонии. Панцирь с пояска линейный. Створки широколинейные до ланцетных, на середине слегка выпуклые.

Род *подоцистис* (Podocystis, табл. 14, *11*) включает виды с одиночными клетками. Панцирь у них гетеропольный, створки овально-грушевидные. На месте осевого поля проходит продольное ребро. Видов немного, все они морские, сублиторальные.

Семейство табелляриевые (Tabellariaceae)

Клетки табелляриевых соединены в лентовидные или зигзаговидные цепочки, реже в вееровидные пучки. Панцирь с пояска широколинейный до таблитчатого, реже клиновидный.

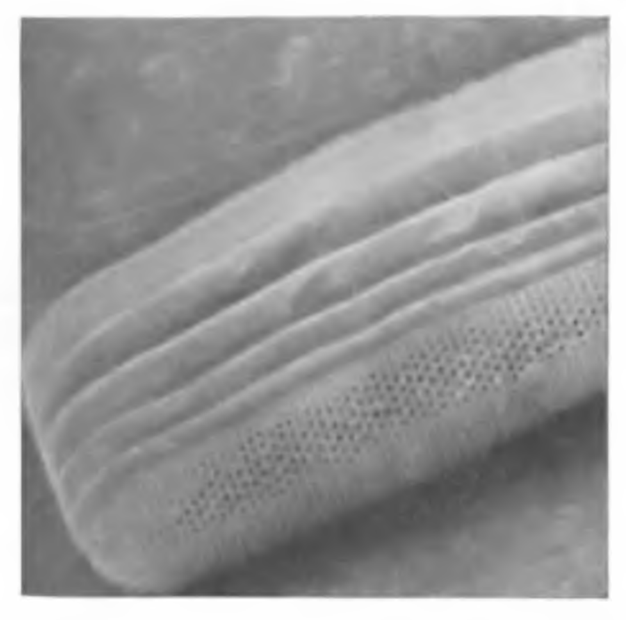


Рис. 107. Панцирь Grammatophora marina (×6000). Электронная микрофотография Н. И. Караевой.

Створки линейные, ланцетные, удлиненно-эллиптические, реже булавовидные.

Включает около 10 родов, из которых 3 являются наиболее распространенными в морских и пресных водах.

Род *табеллярия* (Tabellaria, рис. 106, *1*, *2*) объединяет несколько широко распространенных пресноводных видов, встречающихся как в бентосе, так и в планктоне. Клетки соединены в лентовидные или зигзаговидные цепочки. Панцирь с пояска прямоугольный. Створки изопольные, линейные или овальные, на концах или на середине расширенные.

Род *грамматофора* (Grammatophora, табл. 14, *1*; рис. 107) содержит около 30 морских сублиторальных видов, современных и ископаемых. Клетки образуют зигзаговидные цепочки, прикрепленные к субстрату. Панцирь с пояска удлиненно-четырехугольный. Створки линейные до линейно-эллиптических.

Род *ликмофора* (Licmophora, табл. 10, *8*) включает около 30 современных и несколько ископаемых видов. Все виды морские, сублиторальные. Клетки соединены в пучковидные и веероввидные колонии, часто с ветвистыми студенистыми ножками, прикрепленные к субстрату. Панцирь с пояска клиновидный. Створки гетеропольные, булавовидные.

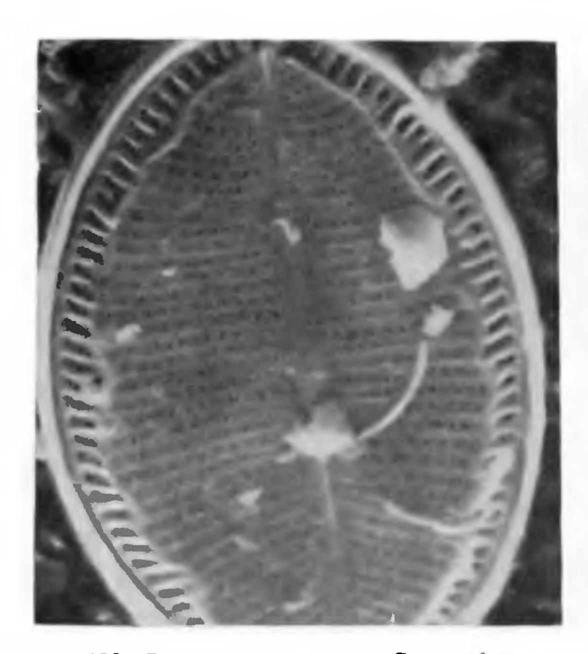
ПОРЯДОК ОДНОШОВНЫЕ (MONORAPHALES)

У представителей этого порядка клетки обычно одиночные, прикрепляющиеся к субстрату нижней створкой или студенистыми ножками, реже они собраны в лентовидные колонии, также прикрепляющиеся к субстрату. Панцирь прямой или изогнутый в продольном или поперечном направлении. Створки линейные до широкоэллиптических. Структура стенки створок различная: нижняя створка имеет щелевидный шов, расположенный по продольной оси створки, верхняя створка без шва, но с продольным гладким осевым полем; обе створки с поперечными ребрами, чередующимися с поперечными рядами ареол.

Порядок содержит одно семейство *ахнантовых* (Achnanthaceae). Эта группа включает 5 родов, как ископаемых, так и современных, широко распространенных в морских и пресных водах.

Род *кокконеис* (Cocconeis, табл. 14, *8*; рис. 108, *1*, *2*) содержит около 100 видов, широко распространенных в морских, солоноватых и пресных водах. Эти водоросли встречаются в сублиторали, обычно в обрастаниях. Часть видов ископаемые. Клетки одиночные. Панцирь изопольный, слегка изогнутый по поперечной оси. Створки эллиптические, нижняя вогнутая, верхняя слегка выпуклая.

Род *ахнантес* (Achnanthes, рис. 109, *1*, *2*) характеризуется одиночными клетками или собранными в лентовидные или кустиковидные колонии. Панцирь с пояска прямоугольный, изогнутый по продольной оси. Створки линейные до ланцетных, реже эллиптические. Известно более 100 видов, широко распространенных



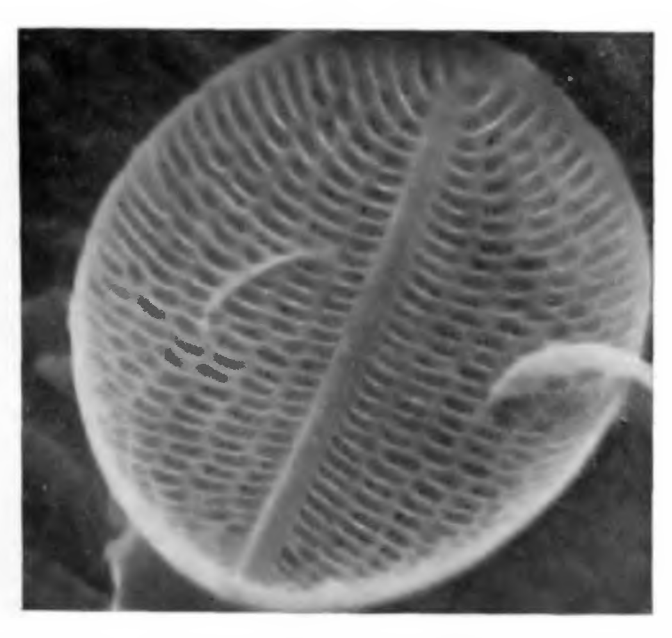


Рис. 108. Створки двух видов Cocconeis: слева — структура наружной поверхности нижней створки у Cocconeis placentula (×7500); справа — структура внутренней поверхности верхней створки у Cocconeis pediculus (×11 500). Электронные микрофотографии Н. И. Караевой.

в морских, солоноватых и пресных водах. В морях они населяют сублитораль, в континентальных водоемах встречаются в бентосе.

ПОРЯДОК ДВУХШОВНЫЕ (DIRAPHALES)

Здесь клетки большей частью одиночные, подвижные, реже собраны в лентовидные или кустиковидные колонии. Панцирь изопольный, реже гетеропольный, иногда с камерами вдоль краев ободка. Створки в очертаниях линейные до эллиптических, изредка S-образно-изогнутые. Обе створки со щелевидным простым или сложным швом. Шов прямой или изогнутый, реже сигмоидный. Структура стенки обеих створок одинаковая, представленная штрихами и ребрами или ареолами, расположенными поперечными рядами.

Этот обширный порядок разделен на 3 семейства, из которых здесь приведены 2.

Семейство навикуловые (Naviculaceae)

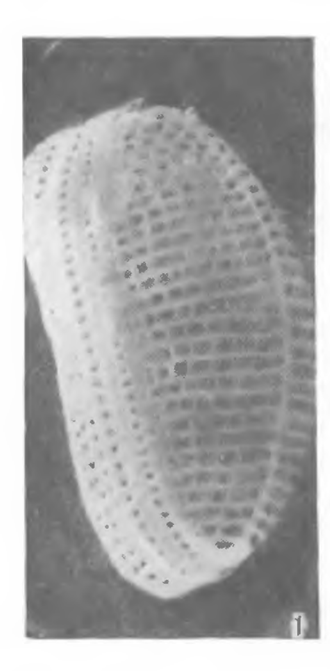
Это одно из центральных и наиболее обширных семейств диатомей. Клетки у навикуловых одиночные или образуют кустиковидные колонии. Панцирь с пояска удлиненно-четырехугольный. Створки линейные, ланцетные, эллиптические, прямые, сигмоидные или дорсовентральные, с разнообразной формой концов. Шов проходит по продольной оси створок.

Семейство очень богато родами и видами, обитающими в морях, пресных и солоноватых водоемах, обычно в сублиторали. Большое количество видов обнаружено в ископаемом состоянии.

Ниже приведены 4 наиболее обширных и интересных рода.

Род *навикула* (Navicula, табл. 14, *4*; рис. 110) — самый крупный род диатомовых водорослей, насчитывающий несколько сотен пресноводных, солоноватоводных и морских видов; некоторые виды известны в ископаемом состоянии. Клетки у них одиночные, изредка собранные в лентовидные или кустиковидные колонии. Панцирь с пояска прямоугольный. Створки линейные, ланцетные, реже эллиптические, с острыми, клювовидными, закругленными или головчатыми концами. Шов простой, реже сложный.

Род *пиннулярия* (Pinnularia, рис. 111) относится к числу наиболее известных среди диатомей, так как многие его виды отличаются крупными размерами и четкой структурой, благодаря чему весьма удобны для изучения. Клетки одиночные. Панцирь с пояска прямоугольный. Створки изопольные, линейные, линейно-эллиптические и ланцетные, иногда с волнистыми краями. Концы створок бывают тупые, закругленные, оттянутые или головчатые. Шов нитевидный или двухконтурный, простой или сложный; центральный и конечные узелки хорошо развиты. Известно более 150 видов, населяющих преимущественно пресные водоемы, реже моря; часть видов ископаемые.



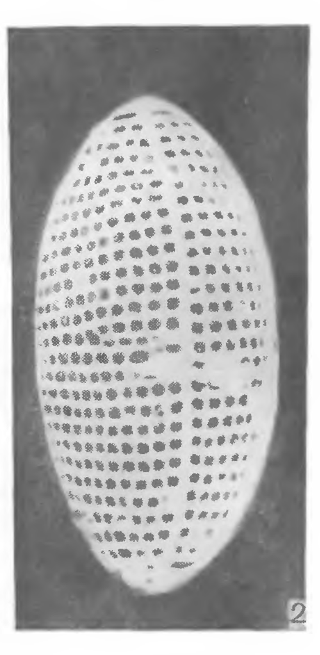


Рис. 109. Achnanthes brevipes var. parvula:
1 — панцирь; *2* — верхняя створка (×3000). Электронные микрофотографии Н. И. Караевой.

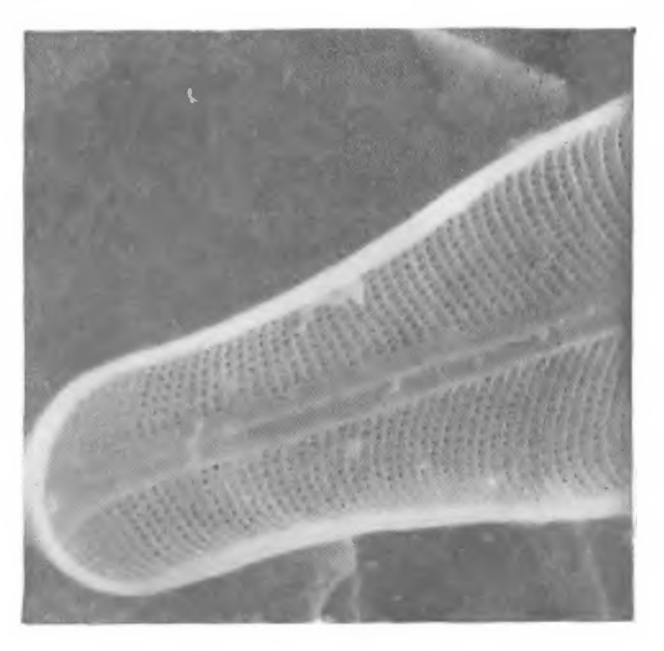


Рис. 110. Navicula intricata, часть створки (×8000) Электронная микрофотография Н. И. Караевой.

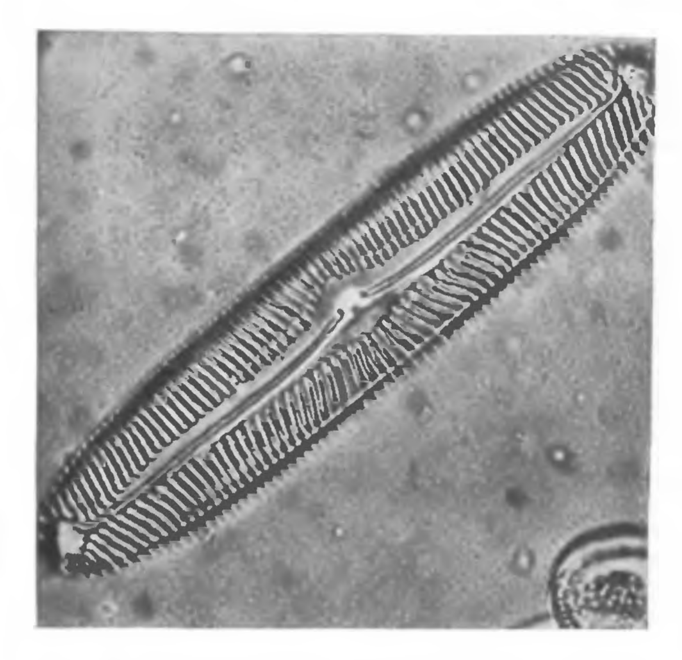


Рис. 111. Pinnularia viridis, створка (×1000). Микрофотография В. А. Федоровой.

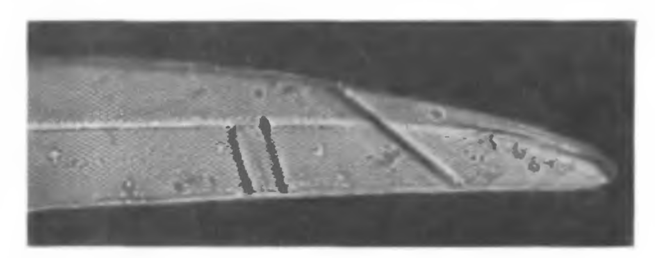


Рис. 112. Pleurosigma elongatum, половина створки (×1000). Микрофотография Н. И. Караевой.



Рис. 113. Gomphonema lanceolatum, створка (×1000). Микрофотография В. А. Федоровой.



Рис. 114. Amphora coffeaeformis: слева — панцирь со спинной стороны; справа — панцирь со стороны створки (×6400). Электронные микрофотографии Н. И. Караевой.



Рис. 115. Epithemia sorex, панцирь (×5000). Электронная микрофотография Н. И. Караевой.



Рис. 116. Rhopalodia musculus var. succienta, панцирь (×5700). Электронная микрофотография Н. И. Караевой.

Род *мастоглоя* (Mastogloia, табл. 14, *10*; рис. 76) включает более 100 видов, как вымерших, так и современных, встречающихся в бентосе морей, солоноватых и, реже, пресных водоемов.

Клетки одиночные или иногда заключенные в общую слизь. Панцирь с пояска линейный, вдоль краев ободка находятся камеры, открытые в полость панциря. Створки эллиптические, ланцетные, реже линейно-ланцетные. Шов у этих водорослей прямой или слегка изогнутый.

Род *плевросигма* (Pleurosigma, рис. 112) имеет одиночные клетки. Панцирь с пояска линейный, суженный к концам. Створки ланцетные, линейные, S-образно-изогнутые, с тупо- или острозакругленными, иногда оттянутыми концами. Шов S-образно-изогнутый, осевой или эксцентрический. Известно около 50 морских и солоноватоводных видов, современных и ископаемых.

Семейство гомфоцимбеловые (Gomphocymbellaceae)

У гомфоцимбеловых клетки одиночные или образуют кустиковидные колонии, прикрепленные к субстрату студенистыми ножками. Панцирь с пояска линейный, клиновидный или эллиптический. Створки линейно-ланцетные, ладьевидные или полулунные, слегка асимметричные по продольной или поперечной оси. Шов обычно слегка изогнутый.

Семейство включает 6 родов, из которых наиболее обширны 2.

Род *гомфонема* (Gomphonema, рис. 113) содержит более 100 видов, преимущественно пресноводных. Часть видов ископаемые. Клетки одиночные, прикрепленные к субстрату студенистыми ножками, реже слагаются в ветвистые колонии. Панцирь с пояска клиновидный. Створки асимметричные по отношению к поперечной оси, булавовидные, ланцетные, часто перешнурованные; концы створок закругленные, головчатые, иногда заостренные. Шов нитевидный или широкий.

Род *амфора* (Amphora, рис. 114, *1*, *2*) включает виды с одиночными клетками, подвижными или прикрепленными. Панцирь с пояска от удлиненно-эллиптического до прямоугольного. Створки ладьевидные, с более или менее прямым брюшным краем и выпуклым спинным. Шов прямой или изогнутый, сдвинутый к брюшному краю.

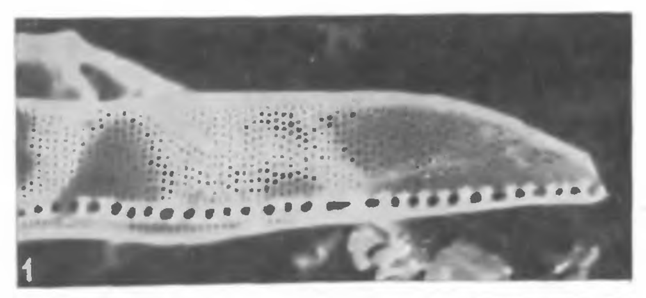
Известно более 100 видов, большинство из них современные. Преобладают морские виды, затем следуют солоноватоводные, а пресноводных очень мало.

ПОРЯДОК КАНАЛОШОВНЫЕ (AULONORAPHALES)

У каналошовных диатомей клетки обычно одиночные, подвижные, реже сидячие, неподвижные, очень редко они бывают соединены в подвижные лентовидные и нитевидные колонии. Панцирь продольно-, поперечно- или диагонально-симметричный. Створки разнообразной формы, линейные, эллиптические, круглые или полулунные. Обе створки с каналовидным швом, расположенным в киле или крыловидном выросте створки. Структура стенки обеих створок одинаковая, представленная ареолами, штрихами, ребрами и другими элементами, расположенными поперечными рядами. Это обширный порядок, разделенный на 3 семейства.

Семейство эпитемиевые (Epithemiaceae)

Это небольшое семейство, интересное строением входящих в него видов. Клетки у них дорсовентральные, одиночные, прикрепленные к суб-



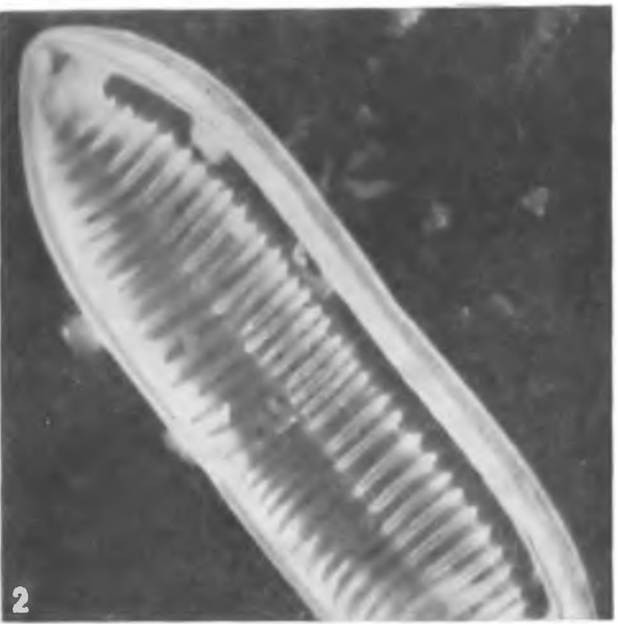


Рис. 117. Структура створок у нитцший:

1 — Nitzschia obtusa var. scalpelliformis: внутренняя поверхность створки; *2*—Nitzschia tryblionella var. levidensis, створка (×3000). Электронные микрофотографии Н. И. Караевой.

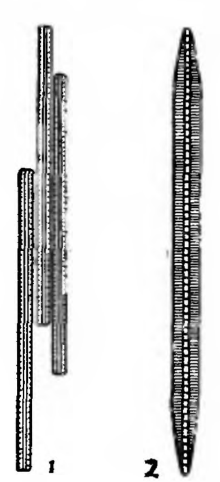


Рис. 118. Bacillaria paradoxa:
1— колония; 2 — створка.

страту брюшной стороной поясковой зоны. Панцирь с пояска прямоугольный или эллиптический. Створки в очертании полулунные, серповидные или скобовидные, редко ланцетные. Каналовидный шов расположен в киле, находящемся в плоскости створки по продольной оси или на одном из ее краев.

Известно 3 рода.

Род *эпитемия* (Epithemia, рис. 115) включает около 20 солоноватоводных и пресно дных видов, часть из них ископаемые. Створки полулунные или бобовидные.

Шов коленчато-изогнутый, ветви его у концов створки находятся около брюшного края, на середине створки они изгибаются к спинному краю, где обе ветви соединяются, образуя острый угол.

Род *ропалодия* (Rhopalodia, табл. 11, *6*; рис. 116) содержит более 10 пресноводных, солоноватоводных и морских (их меньше всего) видов. Створки полулунные или скобовидные.

Шов расположен в хорошо заметном киле, проходящем по спинному краю створки.

Семейство нитцшиевые (Nitzschiaceae)

Это большое семейство, содержащее широко распространенные виды. Клетки у нитцшиевых одиночные, подвижные, реже соединенные в колонии. Панцирь с пояска палочковидный, веретеновидный, иногда S-образно-изогнутый. Створки линейные до эллиптических, с более или менее оттянутыми, клюовидными, реже головчатыми концами. Каналовидный шов расположен в киле, проходящем по продольной оси створки, или смещен к одному из ее краев.

В семействе известно 7 родов, встречающихся как в пресных водоемах, так и в морях. Приводим два из них.

Род *нитцшия* (Nitzschia, табл. 14,*3*; рис. 117, *1*, *2*) — обширнейшая группа, содержащая несколько сотен повсеместно распространенных видов. Клетки у них одиночные, реже соединенные в нитевидные колонии. Створки линейные, реже ланцетные или эллиптические. Шов находится в киле, расположенном по краю створок. Это в основном бентосные, реже планктонные виды, встречающиеся в морях, солоноватых и пресных водоемах.

Род *бациллярия* (Bacillaria, рис. 118) объединяет очень интересные виды со своеобразным движением клеток. У этих водорослей клетки соединены створками в лентовидные колонии, в которых они движутся одна относительно другой, изменяя тем самым форму колонии.

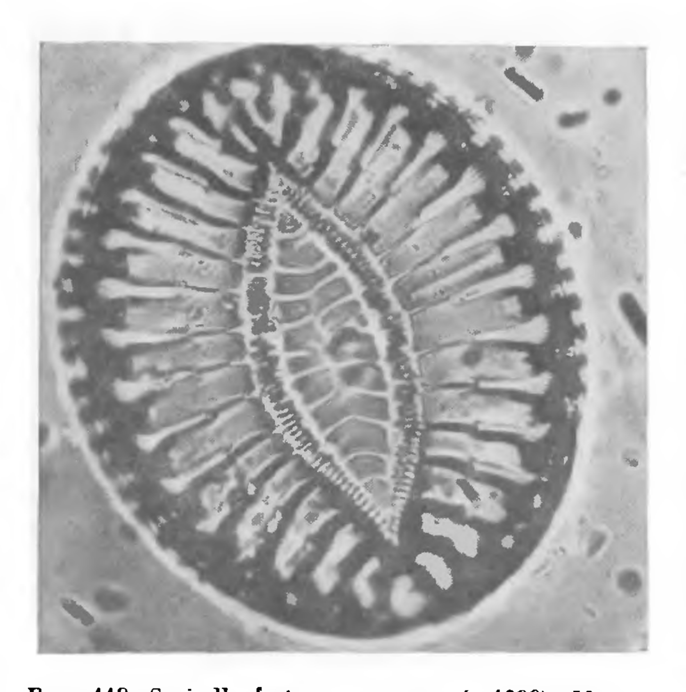


Рис. 119. Surirella fastuosa, створка (×1000). Микро фотография А. И. Прошкиной-Лавренко.



Рис. 120. Campylodiscus daemelianus, створка (×1000). Микрофотография И. В. Макаровой.

Створки линейные. Шов находится в киле, расположенном по продольной оси створок.

Известно 4 морских, солоноватоводно-пресноводных вида, встречающихся и в бентосе, и в планктоне.

Семейство сурирелловые (Surirellaceae)

Семейство сурирелловых резко отличается от других своеобразной формой и структурой клеток. Клетки здесь одиночные, подвижные. Панцирь в виде низкой коробки, иногда скрученный вокруг продольной оси, плоский, седловидно- или S-образно-изогнутый, с пояска прямоугольный или трапециевидный, изопольный или гетеропольный. Створки в очертании широколинейные, эллиптические, яйцевидные или почти круглые, с широкозакругленными, реже клиновидными концами. Диск створки на месте перехода в загиб оттянут в узкое или широкое крыло, окружающее весь диск. По краю этого крыла проходит каналовидный шов. По продольной оси створки расположено узкое или широкое осевое поле, иногда с одной или несколькими поперечными складками. В семействе 4 рода.

Род *сурирелла* (Surirella, рис. 119) содержит около 200 морских, солоноватоводных и пресноводных видов. Некоторые виды ископаемые.

Панцирь с пояска линейный или ширококлиновидный. Створки линейные, эллиптические, овальные, иногда суженные посредине. Поверхность створки поперечно-волнообразная за счет складок и ребер.

Род *кампилодискус* (Campylodiscus, рис. 120) объединяет виды с низким, широким, седловидным панцирем. Створки в очертании почти круглые, повернутые одна относительно другой на 90°, так что продольные их оси пересекаются под прямым углом. Описано много видов, населяющих преимущественно моря и солоноватые водоемы. Часть видов ископаемые.

ОТДЕЛ БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ (PHAEOPHYTA)

К отделу бурых водорослей относятся многочисленные, преимущественно макроскопические водоросли, общим внешним признаком которых служит желтовато-бурая окраска их слоевищ, вызванная наличием у них большого количества желтых и бурых пигментов. Хлоропласты клеток бурых водорослей содержат хлорофилл *a*, хлорофилл *c*, β- и ε-каротин и несколько ксантофиллов — фукоксантин, виолаксантин, антераксантин, зеаксантин. Пиреноиды у бурых водорослей мелкие, часто заметные только с помощью электронного микроскопа. Они имеют грушевидную форму и выступают с поверхности хлоропласта в цитоплазму. Подобного типа пиреноиды существуют еще у криптофитовых и эвгленовых водорослей. Деление ядра у бурых водорослей происходит посредством обычных митоза и мейоза. Запасные питательные вещества — в основном ламинарин и маннит (сахароспирт) и в небольших количествах жир. Кроме обычных органелл, в клетках бурых водорослей присутствуют физоды, имеющие вид бесцветных пузырьков в молодых клетках и желтых или бурых пузырей в старых. Они содержат танины (дубильные вещества) в виде флороглюцина и других полифенолов. Подвижные клетки бурых водорослей (зооспоры и гаметы) грушевидной формы с двумя жгутиками, прикрепленными сбоку; один жгутик направлен вперед, перистый; задний жгутик гладкий. У представителей порядка диктиотовых задний жгутик не развит.

Бурые водоросли исключительно многоклеточные растения. Оболочка клеток у них состоит из внутреннего целлюлозного слоя и наружного пектинового слоя, состоящего в основном из альгиновой кислоты и ее солей и соединений с белковыми веществами. Целлюлоза бурых водорослей по своим свойствам отличается от целлюлозы высших растений, поэтому ее иногда называют альгулезой.

Альгиновая кислота известна только у бурых водорослей. Она представляет линейный гетерополисахарид, состоящий из связанных остатков D-маннуроновой и L-гулуроновой кислот.

В отличие от других многоклеточных водорослей у бурых водорослей, наряду с обычными одногнездными спорангиями (рис. 121, *2*), имеются многогнездные спорангии и гаметангии, неправильно называемые многоклеточными (рис. 128, *1 а*). Перед образованием зооспор или гамет содержимое многогнездных вместилищ делится тонкими перегородками на камеры, в которых оказываются заключенными по одному ядру с участком цитоплазмы. В каждой камере развивается по одной, реже по две зооспоры или гаметы. На поверхности слоевища многих бурых водорослей развиваются особые многоклеточные волоски, имеющие вид нити из одного ряда клеток с зоной роста при основании; клетки зоны роста делятся чаще других и поэтому имеют мелкие размеры (рис. 121, *1 б*).

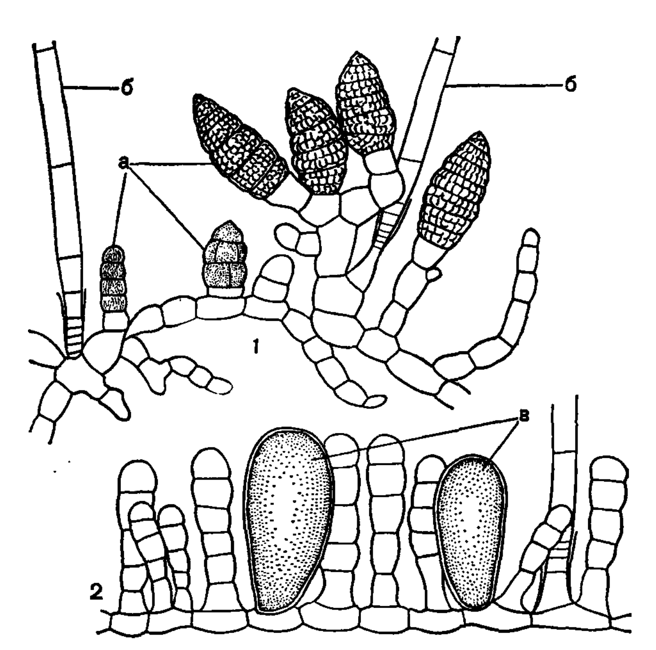


Рис. 121. Строение спорангиев:

1 — стреблонема (Streblonema): *а* — многогнездные спорангии на разных стадиях развития, *б* — волоски с базальной зоной роста; *2* — мирионема (Myrionema): *в* — одногнездные спорангии.

СТРОЕНИЕ СЛОЕВИЩА БУРЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Слоевища бурых водорослей бывают от микроскопических, размером в несколько десятков микрометров, до гигантских, длиной 50 *м* (*макроцистис*, *пелагофикус*). По форме слоевища могут быть самыми разнообразными: нитевидными или корковидными, шаровидными или мешковидными, пластинчатыми целыми или с разрывами, выростами и многочисленными отверстиями, гладкими или с продольными складками и ребрами, кустообразными. У наиболее высокоорганизованных бурых водорослей (*саргассум*) слоевища кустистые с листовидными пластинками, снабженными ребром. Слоевища некоторых крупных представителей имеют воздушные пузыри, удерживающие ветви в воде в вертикальном положении (табл. 16).

Все бурые водоросли растут прикрепленными к грунту или к другим водорослям. Плавающие или свободно лежащие на грунте слоевища не способны образовывать органы размножения. Для прикрепления к грунту служат всевозможные длинные выросты — ризоиды или дисковидное разрастание в основании слоевища — базальный диск.

Слоевища бурых водорослей могут быть образованы ветвящимися нитями из одного ряда клеток (*эктокарповые*). У ряда представителей нити соединены в пучки, заключенные в слизь (некоторые *хордариевые*). При этом различают многоосевой тип строения, когда от основания сразу поднимается пучок однорядных нитей, и одноосевой тип строения, при котором от основания вверх идет одна нить, а от нее ответвляются другие нити, идущие рядом с ней.

Многие бурые водоросли имеют так называемое паренхиматическое строение, когда слоевище состоит из нескольких рядов клеток, плотно соединенных между собой по всей длине. Для бурых водорослей термины «паренхиматический» и «паренхима» имеют относительное значение. У наземных растений паренхимой называют ткань, состоящую из клеток, размеры которых одинаковы по всем направлениям. В слоевищах бурых водорослей это наблюдается редко, в основном там, где идет активное деление клеток. В остальных частях слоевища клетки вытянуты вдоль его продольной оси или в другом направлении. Например, «паренхиматическое» слоевище *десмарестиевых* имеет одноосевое строение с плотным расположением клеточных нитей, отходящих от оси.

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ БУРЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Клетки всех бурых водорослей содержат по одному ядру и большей частью по нескольку мелких дисковидных хлоропластов. Реже хлоропласты бывают лентовидными и пластинчатыми. Форму хлоропластов иногда используют в качестве признака для разграничения родов. В то же время у бурых наблюдается изменение формы хлоропластов по мере старения клеток. Например, для *эктокарпуса конфервообразного* (Ectocarpus confervoides) обычны узкие лентовидно-изогнутые хлоропласты, но по мере старения слоевища в клетках появляется значительное количество дисковидных хлоропластов. Пиреноиды имеются или в хлоропластах вегетативных клеток (эктокарповые, *кутлериевые*, хордариевые, *пунктариевые*), или только в хлоропластах гамет (*сфацеляриевые*, *фукусовые*); у ряда бурых пиреноиды вообще отсутствуют (*тилоптеридовые*, *диктиотовые*, *спорохновые*, десмарестиевые) или встречаются крайне редко (*ламинариевые*).

Содержимое соседних клеток у бурых водорослей сообщается посредством плазмодесм.

У клеток с толстыми оболочками, обычно присущих большим слоевищам, хорошо выражены крупные поры.

В многорядных слоевищах бурых водорослей наблюдается специализация клеток с образованием тканей. В простейшем случае можно различать кору из интенсивно окрашенных клеток, содержащих большое количество хлоропластов и физод, и сердцевину, состоящую из бесцветных, часто более крупных клеток одинаковой формы. У более сложно организованных бурых водорослей — ламинариевых и фукусо-

вых — коровой слой достигает большой толщины и состоит из сильно окрашенных клеток разного размера и формы. Поверхностные 1—4 слоя образованы мелкими клетками, вытянутыми по направлению к поверхности; они способны активно делиться и производить волоски и органы размножения. Эти верхние слои называют меристодермой — делящейся покровной тканью. Глубже лежит кора из более крупных окрашенных клеток, округлых на поперечном срезе и слегка удлиненных на продольном. В центральной бесцветной части слоевища таких водорослей можно различить две группы клеток. В центре находятся рыхло или плотно расположенные нити с сильно вытянутыми клетками. Это сердцевина. Между сердцевиной и корой лежат крупные бесцветные клетки — так называемый промежуточный слой. Сердцевина у бурых водорослей не только служит для транспортировки продуктов фотосинтеза (что было доказано в опытах с радиоактивными веществами), но и выполняет механическую функцию: в ней часто имеются тонкие нити с толстыми продольными оболочками. Наиболее сложным анатомическим строением среди бурых водорослей отличаются представители порядка ламинариевых. У них развиваются слизистые каналы с особыми секреторными клетками, своеобразные клеточные нити для транспортировки продуктов фотосинтеза (ситовидные трубки, трубчатые нити).

РАЗМНОЖЕНИЕ И ЦИКЛ РАЗВИТИЯ БУРЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

У бурых водорослей встречаются все формы размножения: вегетативное, бесполое и половое. Вегетативное размножение происходит при случайном отделении ветвей от слоевища, и только у видов рода *сфацелярия* для этого существуют специальные почки (рис. 131, *2—4*). Слоевища бурых водорослей, оторванные от грунта, или их части не могут прикрепиться к твердому грунту: у них не образуются органы прикрепления. Такие слоевища сносятся течениями в спокойные места с песчаным или илистым дном, и там они растут в неприкрепленном состоянии. Органы бесполого и полового размножения образуются на них лишь в том случае, если их развитие к моменту отрыва слоевища от грунта уже началось. В результате такие слоевища размножаются только вегетативным путем. Старые нижние части отмирают и разрушаются, а более молодые ветви становятся самостоятельными растениями.

Бесполое размножение бурых водорослей осуществляется зооспорами, только у диктиотовых имеются неподвижные тетраспоры, а у тилоптеридовых существуют моноспоры.

Половой процесс у бурых водорослей представлен изогамией, гетерогамией и оогамией, гетерогамия встречается реже двух других форм полового размножения.

Зооспоры и подвижные гаметы бурых водорослей содержат по одному хлоропласту, который в мужских гаметах при оогамии может быть бесцветным. Глазок у подвижных клеток бурых обнаруживается не всегда.

Образование зооспор и гамет у бурых водорослей происходит во вместилищах двух основных типов: одногнездных (рис. 121, *2*) и многогнездных (рис. 128, *1 а*). Многогнездные вместилища могут функционировать как спорангии и как гаметангии. Внешне они при этом не отличаются так же, как зооспоры и гаметы. Одногнездные вместилища чаще бывают спорангиями. Мейоз у бурых водорослей происходит при образовании спор в одногнездных спорангиях, лишь у циклоспоровых он приходится на момент образования гамет.

Одногнездные и многогнездные вместилища часто неправильно называют соответственно одноклеточными и многоклеточными. И те и другие могут развиваться из одной и из многих клеток. Когда в однорядных слоевищах группа клеток превращается в одногнездные спорангии, то говорят о цепочке одногнездных спорангиев. Каждый из них при созревании открывается самостоятельным отверстием. В случае многогнездных вместилищ цепочка исходных клеток, каждая из которых увеличивается в размерах, дает единое многоклеточное многогнездное вместилище (рис. 122, *1*, *2*). После образования в нем камер можно заметить, что некоторые поперечные перегородки толще других — это перегородки материнских клеток. При созревании содержимое такого вместилища выходит через одно отверстие на вершине. У некоторых бурых водорослей одноклеточные многогнездные вместилища узкие и камеры расположены в них в один ряд. Такие образования называют однорядными многогнездными спорангиями (гаметангиями, рис. 123). Многогнездные вместилища с гнездами, расположенными в несколько рядов, считаются многорядными.

Большинство бурых водорослей встречается в виде двух самостоятельных форм развития — спорофита и гаметофита или гаметоспорофита, которые могут быть как сходного размера и строения, так и разного. Другими словами, у бурых водорослей существуют изоморфная и гетероморфная смены форм развития. При гетероморфной смене форм развития одна из них бывает микроскопической, чаще всего это гаметофит. Развитию макроскопических слоевищ бурых водорослей нередко предшествует образование стелющихся нитей или дисков, на которых потом начинает расти вертикальное

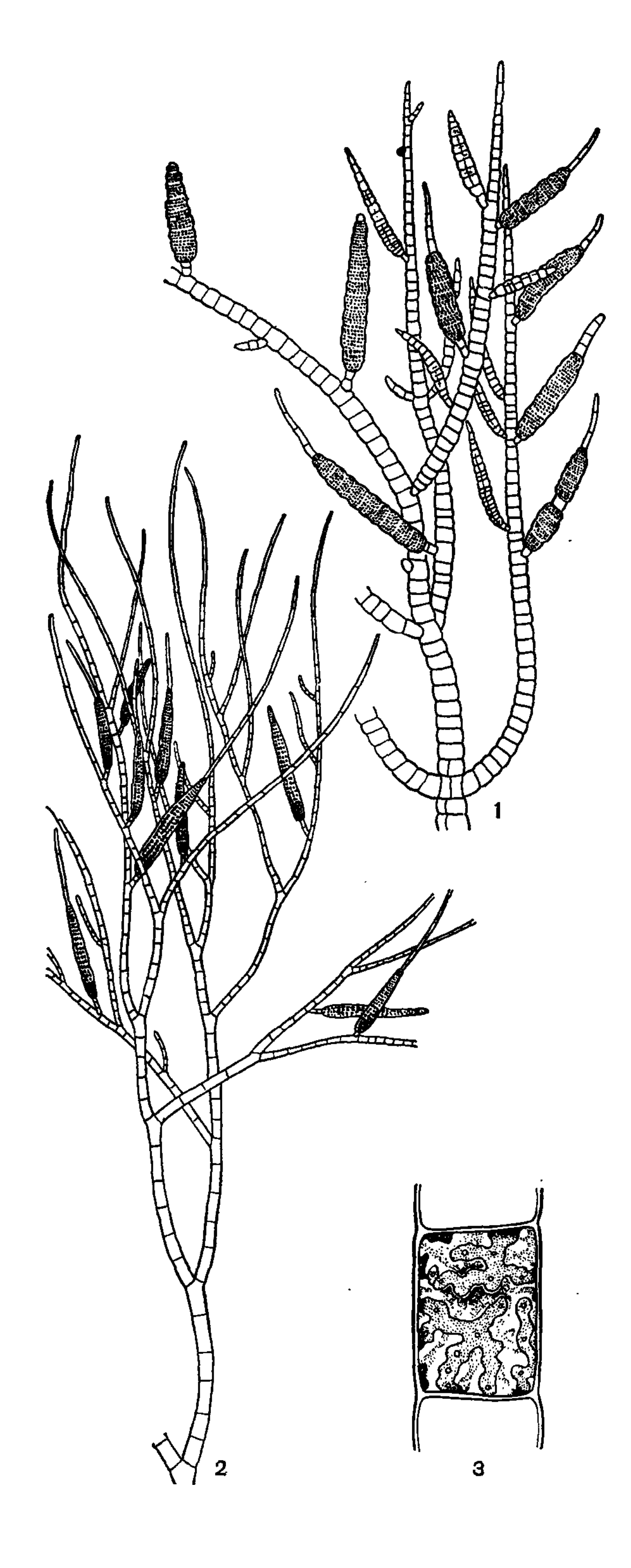


Рис. 122. Пилайелла прибрежная (Pylaiella litoralis) с многогнездными спорангиями (*1*); эктокарпус стручковатый (Ectocarpus siliculosus) с многогнездными спорангиями (*2*); клетка эктокарпуса с лентовидными хлоропластами (*3*).

макроскопическое слоевище. Подобные образования называют протонемой. Если такое стелющееся образование несет органы размножения и со временем производит вертикальное слоевище, его называют плетизмоталлюсом.

У наиболее примитивных бурых (пунктариевые, хордариевые, эктокарповые) строгое чередование форм развития отсутствует. Из спор, производимых спорофитом, могут развиваться как слоевища гаметофитов или гаметоспорофитов, так и слоевища спорофитов.

У бурых водорослей с половым процессом в виде изогамии подвижные клетки (зооиды), которые образуются на гаметофитах, функционируют или как гаметы, сливаясь попарно и воспроизводя спорофиты, или как зооспоры, производя снова слоевища гаметофитов. Такое бесполое размножение гаметофитов у представителей вышеперечисленных порядков бурых водорослей распространено крайне широко. Иногда в лабораторных культурах наблюдается подряд несколько поколений «гаметофитов», не приступающих к половому размножению. Таким образом, они проявляют себя как спорофиты и как гаметофиты, и их лучше называть гаметоспорофитами, чтобы не путать с другими растениями, гаметофиты которых не способны к бесполому размножению спорами.

У ряда других бурых водорослей спорофит и гаметофит строго чередуются, особенно у десмарестиевых, ламинариевых и *циклоспоровых*. Зиготы десмарестиевых и ламинариевых развиваются в слоевища спорофитов, оставаясь прикрепленными к оболочкам оогониев. Это исключает напрасную гибель женских гамет во время нахождения их в толще воды и поиска места для прикрепления. Для класса циклоспоровых характерно развитие гаметофитов в слоевищах спорофитов. Некоторые циклоспоровые, например *саргассовые*, размножаются проростками спорофитов, которые образуются в результате оплодотворения и прорастания женских гамет на материнском растении.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ БУРЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Бурые водоросли почти исключительно морские растения, виды только трех родов растут в пресных водах. Однако некоторые морские виды могут обитать в сильно опресненных участках морей с соленостью меньше $5^0/_{00}$. Бурые водоросли можно встретить во всех морях земного шара. Их заросли известны даже в таких суровых местах, как прибрежные воды Антарктиды и северных островов Канадского арктического архипелага. Наиболее крупные, длиной в несколько метров, бурые водоросли (ламинариевые, некоторые фукусовые) распростране-

ны главным образом в морях умеренных и приполярных зон. Здесь для них благоприятны умеренная и низкая температура воды и повышенное по сравнению с водами тропических морей содержание биогенных веществ. Последнее обстоятельство обусловлено зимним перемешиванием воды: охлажденные поверхностные воды, как более тяжелые, опускаются вниз, а на их место поднимаются глубинные воды с повышенным содержанием биогенных веществ.

Бурые водоросли населяют по вертикали самые различные горизонты. Их заросли встречаются от литоральной зоны, где они во время отлива часами находятся вне воды, до глубины 40—100 *м*. Известны даже случаи произрастания бурых водорослей на глубине около 200 *м*. Так, у Гавайских островов на глубине 180 *м* обнаружены виды рода саргассум (Sargassum), в Адриатическом море *ламинария Родригеса* (Laminaria rodriguezii) была найдена на глубине 200 *м*. И все же наиболее густые заросли бурых водорослей располагаются в верхней сублиторали до глубины 6—15 *м*: здесь лучше условия освещения и благодаря прибою и поверхностным течениям существует постоянное движение воды, которое обеспечивает интенсивное поступление биогенных веществ к слоевищам и ограничивает поселение растительноядных животных. Обычно бурые водоросли растут на скалах и камнях различной величины (в зависимости от интенсивности движения воды и размеров слоевищ), и только в спокойных местах у берега и на большой глубине они могут удерживаться на створках раковин моллюсков и на гравии. Оторванные от грунта слоевища сносятся течением в спокойные места с илистым или песчаным дном, где при условии достаточной освещенности они продолжают существовать. Такие водоросли встречаются значительно глубже (иногда в 2 раза), чем прикрепленные. Виды с воздушными пузырями на слоевище при отрыве от грунта всплывают к поверхности, образуя иногда большие плавающие скопления, особенно в районах со стабильным круговым течением, как, например, в Саргассовом море.

Среди бурых водорослей есть виды с эфемерными, однолетними и многолетними слоевищами. При гетероморфной смене форм развития одна из них может быть многолетней, а другая — эфемерной (соответственно спорофит и гаметофит ламинариевых). На продолжительность существования слоевища большое влияние оказывают внешние условия. Наибольшего возраста слоевища достигают при низкой температуре воды. В районах с высоким летним прогревом воды слоевища водорослей, многолетних в холодных водах, функционируют как однолетние. При неблагоприятной освещенности срок созревания, а значит и существования эфемерных слоевищ может растягиваться на несколько месяцев вместо двух-трех недель (гаметофиты ламинариевых). Какие-либо особые стадии покоя для переживания неблагоприятных условий у бурых водорослей отсутствуют. В то же время известны случаи, когда, например, зиготы фукусовых оставались живыми после пребывания в темноте в течение 120 дней, а гаметофиты ламинариевых сохраняли жизнеспособность после семи недель выдерживания в темноте.

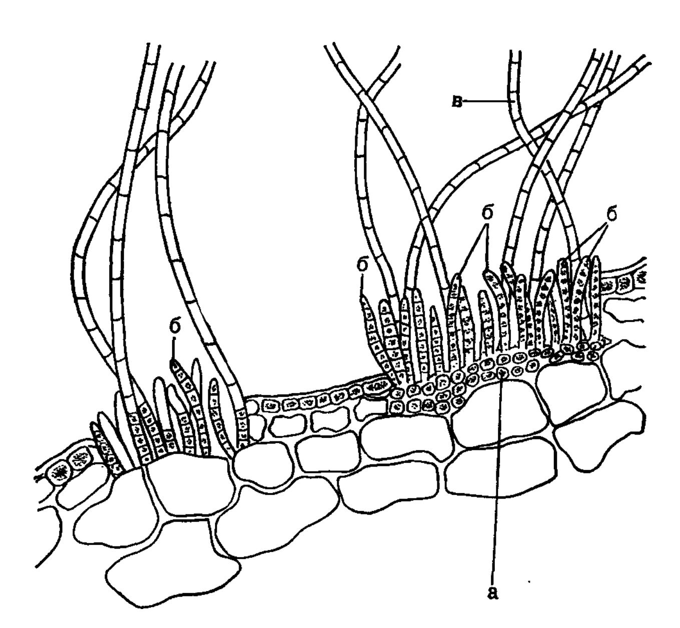


Рис. 123. Энтонема эцидиевидная (Entonema aecidioides) на поперечном срезе через пластину ламинарии:

а — вегетативные клетки энтонемы; *б* — однорядные многогнездные спорангии; *в* — волоски с базальной зоной роста.

Многолетние слоевища бурых водорослей бывают нескольких типов. У одних все слоевище многолетнее, каждый год отмирают только побеги, на которых развивались органы размножения (Fucus). Примером другого типа служат ламинариевые — у них многолетние органы прикрепления и ствол. Пластинчатая часть, на которую нередко приходится бо́льшая доля длины и массы слоевища, однолетняя. У некоторых тропических видов саргассовых многолетним бывает только диск, служащий для прикрепления слоевища.

Во всех морях земного шара в произрастании бурых водорослей наблюдается сезонность. В морях умеренных и приполярных поясов наибольшего развития они достигают в летние месяцы, но бурный рост их слоевищ начинается уже в конце зимы — ранней весной, когда температура воды еще остается около 0°C. В тропических морях массовое развитие бурых водорослей приурочено к зимним месяцам, когда температура воды несколько понижается.

ЗНАЧЕНИЕ БУРЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Бурые водоросли — один из основных источников органического вещества в прибрежной зоне, особенно в морях умеренных и приполярных поясов, где их биомасса может достигать десятков килограммов на квадратный метр. Заросли бурых водорослей служат укрытием, местом размножения и питания многих прибрежных животных, кроме того, они создают условия для поселения других микроскопических и макроскопических водорослей. Роль бурых водорослей в жизни прибрежных вод видна на примере *макроцистиса* (Macrocystis), о зарослях которого у берегов Южной Америки писал Ч. Дарвин: «Эти огромные подводные леса южного полушария я могу сравнить только с наземными лесами тропических областей. И все-таки, если бы в какой-нибудь стране уничтожить лес, то не думаю, чтобы при этом погибло хотя бы приблизительно такое количество видов животных, как с уничтожением этой водоросли».

Велика роль бурых водорослей и в хозяйственной деятельности человека. Вместе с другими организмами они участвуют в обрастании морских судов и буев, ухудшая их эксплуатационные показатели. Но гораздо большее значение имеют бурые водоросли как сырье для получения различного рода веществ.

Во-первых, бурые водоросли — это единственный источник получения альгинатов — солей альгиновой кислоты. В зависимости от того, какие металлы участвуют в образовании альгинатов, они могут быть растворимыми в воде (соли одновалентных металлов) или нерастворимыми (соли поливалентных металлов, кроме магния). Наибольшее применение находит альгинат натрия, обладающий всеми свойствами водорастворимых альгинатов. Он способен поглощать до 300 весовых единиц воды с образованием вязких растворов. Поэтому его широко используют для стабилизации разнообразных растворов и суспензий. Добавление небольшого количества альгината натрия повышает качество пищевых продуктов (консервов, мороженого, фруктовых соков и т. д.), разнообразных красящих и клеющих веществ. Растворы с добавлением альгинатов не теряют своих качеств при замораживании и размораживании. Применение альгинатов повышает качество печатания книг, делает натуральные ткани невыцветающими и непромокаемыми. Альгинаты используют при производстве пластмасс, синтетических волокон и пластификаторов, для получения стойких к атмосферным воздействиям лакокрасочных покрытий и строительных материалов. С их помощью изготовляют высококачественные смазочные материалы для машин, растворимые хирургические нити, мази и пасты в фармацевтической и парфюмерной промышленности. В литейном производстве альгинаты улучшают качество формовочной земли. Альгинаты находят применение при брикетировании топлива, в производстве электродов для электросварки, позволяющих получать более высококачественные сварные швы. Трудно назвать отрасль народного хозяйства, где бы не использовались альгинаты.

Другое важное вещество, получаемое из бурых водорослей,— шестиатомный спирт маннит. Он находит применение в фармацевтической промышленности для изготовления таблеток, в приготовлении диабетических продуктов питания, в производстве синтетических смол, красок, бумаги, взрывчатых веществ, при выделке кож. Все больше маннит используют при проведении хирургических операций.

Бурые водоросли содержат большое количество иода и других микроэлементов. Поэтому они идут на приготовление кормовой муки, используемой как добавка в корм сельскохозяйственным животным. Благодаря этому сокращается падеж скота, повышается его продуктивность, в ряде сельскохозяйственных продуктов (яйца, молоко) увеличивается содержание иода, что имеет важное значение для районов, где население страдает от его недостатка.

Когда-то бурые водоросли в больших количествах перерабатывались для получения иода, но сейчас с этой целью используют лишь отходы водорослевой промышленности: в связи с появлением других, более рентабельных источников получения иода, стало выгоднее перерабатывать бурые водоросли на другие вещества.

Бурые водоросли в свежем и переработанном виде применяют в качестве удобрений.

Издавна бурые водоросли используют в медицине. Сейчас выявляются все новые направления их применения, например, для изготовления заменителей крови, для получения препаратов, предотвращающих свертывание крови, и веществ, способствующих выведению радиоактивных веществ из организма.

С давних времен бурые водоросли употребляют в пищу, особенно народы Юго-Восточной Азии. Наибольшее значение в этом отношении имеют представители порядка ламинариевых, из них приготавливают наибольшее число самых разнообразных блюд.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ БУРЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Сходство пигментов и запасных питательных веществ позволяет предположить происхождение бурых водорослей от предков, общих с зо-

лотистыми водорослями. Однако современные представители этих групп, кроме перечисленных признаков, имеют мало общих черт.

К бурым водорослям с неполной достоверностью относят растительные остатки, сохранившиеся в палеозойских отложениях. В ископаемом состоянии сохраняется в основном внешняя форма слоевища в виде отпечатка, а для достоверного определения принадлежности к отделу бурых водорослей этого недостаточно, так как слоевища одинаковой формы встречаются в разных отделах водорослей. Бурые водоросли отличаются от других отделов микроскопическими и биохимическими признаками, которые плохо сохраняются в ископаемом состоянии. Полностью достоверные остатки бурых водорослей обнаружены в палеогеновых отложениях, имеющих возраст около 50—60 млн. лет. В них уже появляются представители современных родов *цистозейра* (Cystoseira), *фукус* (Fucus), *аскофиллум* (Ascophyllum).

В настоящее время известно около 240 родов и 1500 видов бурых водорослей. Из-за большого разнообразия в строении слоевищ и органов размножения и особенностей циклов развития бурые водоросли делят на несколько порядков (10—14), которые относят к одному или нескольким классам. Сначала (в середине XIX в.) бурые водоросли делили на два класса: *фэозооспоровые* (Phaeozoosporophyceae) и *циклоспоровые* (Cyclosporophyceae). К циклоспоровым отнесли бурые водоросли, у которых органы размножения развиваются в углублениях (концептакулах) и имеют крупные размеры, позволяющие видеть их в препаратах невооруженным глазом. Отсюда и возникло название класса, переводимое на русский язык как «круглоспоровые». К фэозооспоровым причислили все остальные бурые водоросли, многие из которых размножаются зооспорами, кроме диктиотовых.

В XX в., когда началось интенсивное изучение циклов развития бурых водорослей, шведский ботаник Кюлин предложил разделить бурые водоросли на три класса на основе особенностей циклов развития. По-прежнему был сохранен класс циклоспоровых и введено два новых класса: *изогенератные* (Izogeneratae) с изоморфным циклом развития и *гетерогенератные* (Heterogeneratae) с гетероморфным циклом развития. Такая классификация бурых водорослей на классы получила широкое распространение. Однако деление на изогенератные и гетерогенератные довольно условно, поскольку в обоих классах в отдельных порядках существуют представители с противоположным типом смены форм развития. Например, *кутлерия* (Cutleria), относящаяся к изогенератным, имеет четкую гетероморфную смену форм развития. Мы делим бурые водоросли на два класса.

Принятая ниже в тексте схема расположения порядков не претендует на отражение родственных связей между ними, она скорее дань традиционному изложению материала. На самом деле пути эволюции бурых водорослей нуждаются в коренном пересмотре. Сейчас примитивными считаются водоросли, имеющие слоевище из одного ряда клеток. Но развитие такого слоевища требует более упорядоченного образования перегородок при делении клеток (строго в одном положении без всяких отклонений), чем, например, при формировании пластинчатого слоевища с расположением клеток без особого порядка. Это же подтверждается развитием спорангиев. У бурых с многорядными или пластинчатыми слоевищами они часто образуются из обычных вегетативных клеток, в то время как у многих представителей с однорядными слоевищами они появляются как особые выросты.

КЛАСС ФЭОЗООСПОРОВЫЕ (PHAEOZOOSPOROPHYCEAE)

У фэозооспоровых спорофиты и гаметофиты существуют как самостоятельные формы развития. При прорастании слоевищ одной формы развития на другой протоплазматическая связь между ними отсутствует.

ПОРЯДОК ЭКТОКАРПОВЫЕ (ECTOCARPALES)

К эктокарповым относятся бурые водоросли, слоевища которых построены из однорядных нитей. Эти нити могут ветвиться и образовывать кусты высотой до 30, реже до 60 *см*, или развиваться в виде микроскопического налета на скалах и других водорослях, или расти в теле крупных водорослей и только в период размножения выходить на поверхность и образовывать органы размножения. Клетки вегетативных нитей эктокарповых имеют окрашенные хлоропласты, содержащие пиреноиды. Органами размножения у этих водорослей служат одногнездные спорангии и многогнездные вместилища, последние могут быть спорангиями или гаметангиями. Половой процесс изо- или гетерогамный. Гетерогамия наблюдается у видов рода *гиффордия* (Giffordia); у них известно три типа многогнездных вместилищ, различающихся размерами гнезд (микро-, мезо- и мегавместилища). Вместилища с самыми мелкими и с самыми крупными гнездами служат гаметангиями, с гнездами промежуточного размера — спорангиями. У эктокарповых наблюдается вегетативное размножение обрывками нитей.

Эктокарповые встречаются во всех морях мира, но особенно много их в холодных морях

и в субтропических морях в холодное время года. Эктокарповые обитают в литорали и в сублиторали, на твердых и мягких грунтах и на более крупных водорослях. Они чаще других бурых водорослей участвуют в обрастании морских судов. В порядок входит только одно семейство *эктокарповых* (Ectocarpaceae), объединяющее несколько родов.

Род *эктокарпус* (Ectocarpus) имеет кустистые слоевища высотой 0,1—30 *см*, крайне редко до 60 *см*, образованные тонкими нитями толщиной 50—150 *мкм*. Основанием служат стелющиеся ризоиды; у некоторых видов, растущих на водорослях, они могут проникать внутрь их. Крупные вертикальные побеги в основании бывают покрыты корой из ризоидов. Ветви слоевища сужаются к концам и на вершине оканчиваются длинными бесцветными клетками. Волоски со вставочной зоной роста отсутствуют. Вертикальные побеги растут за счет деления большого числа клеток, особых зон роста нет. У нитей ризоидов существует верхушечный рост. Клетки эктокарпуса снабжены пластинчатыми хлоропластами, в том числе лентовидными (рис. 122, *3*). Спорангии и гаметангии располагаются как боковые выросты ветвей, многогнездные вместилища иногда имеют волосовидную стерильную вершину. Цикл развития у видов рода эктокарпус может быть изоморфным или гетероморфным. При этом виды, считающиеся ныне самостоятельными, иногда оказываются формами развития одного вида. Половой процесс всегда изогамный.

Спорофиты *эктокарпуса пучковатого* (E. fasciculatus) в Атлантическом океане у северных берегов Франции при +13 °С несут только одногнездные спорангии, при +20 °С образуются многогнездные спорангии и в небольшом количестве одногнездные. Споры из многогнездных спорангиев снова дают спорофиты. В одногнездных спорангиях происходит мейоз, и из спор вырастают раздельнополые гаметофиты, напоминающие *эктокарпус драпарнальдиевидный* (E. draparnaldioides). Оплодотворение происходит после прикрепления женских гамет. Из зигот вырастают спорофиты. При партеногенетическом прорастании гамет (без оплодотворения) появляются растения, подобные спорофитам или гаметофитам.

Образование разных органов размножения и изменение цикла развития в зависимости от района произрастания наблюдаются у *эктокарпуса стручковатого* (E. siliculosus, рис. 122, *2*). В Белом море и у берегов Норвегии встречаются почти исключительно растения с многогнездными спорангиями — это спорофиты. Около Неаполя зимой растут диплоидные растения с одногнездными спорангиями, производящими в результате мейоза гаплоидные зооспоры. Весной существуют гаплоидные растения с многогнездными вместилищами; образующиеся в них зооиды функционируют как гаметы или как зооспоры. Летом эти растения сменяются диплоидными растениями с одногнездными и многогнездными спорангиями. Из зооспор многогнездных спорангиев вырастают слоевища, растущие зимой и несущие одногнездные спорангии. Из зооспор одногнездных спорангиев вырастают гаметофиты, которых сменяют растущие зимой диплоидные спорофиты. У эктокарпуса стручковатого из Неаполя при культивировании в лаборатории наблюдались гаплоидные и диплоидные неветвящиеся спорофиты, кроме того, были обнаружены диплоидные гаметофиты и тетраплоидные спорофиты. У берегов Новой Англии (Атлантическое побережье США) эктокарпус стручковатый весной представлен диплоидными растениями с одногнездными и многогнездными спорангиями, которые сменяются летом гаметофитами, а осенью и зимой растут диплоидные спорофиты с многогнездными спорангиями. Зооспоры эктокарпуса стручковатого из одногнездных и многогнездных спорангиев различаются строением, однако глазок и жгутики у них одинаковые. Зооспоры из одногнездных спорангиев крупнее, плавают медленнее и реже меняют направление движения.

Род *пилайелла* (Pylaiella) напоминает эктокарпус (рис. 122, *1*). Клетки с мелкими дисковидными хлоропластами. Ветвление одностороннее и супротивное. Одногнездные спорангии образуются цепочками из вегетативных клеток ветвей. В пределах одной цепочки спорангии созревают одновременно; содержимое их выходит последовательно, начиная с верхнего спорангия, через боковые отверстия, открывающиеся на одну сторону, в каждом спорангии по одному отверстию. Многогнездные спорангии многоклеточные, тоже вставочные или в виде боковых веточек. У этих водорослей изредка происходят продольные деления вегетативных клеток, поэтому пилайеллу некоторые исследователи относят к порядку диктиосифоновых. Цикл развития у пилайеллы изоморфный.

Наиболее широко известна *пилайелла прибрежная* (P. litoralis). У этого вида растения с одногнездными вместилищами диплоидные. В результате мейоза образуются гаплоидные зооиды, которые прорастают в гаплоидные растения с многогнездными вместилищами, крайне редко часть зооидов сливаются попарно и снова производят диплоидные растения с одногнездными вместилищами. Зооиды, образуемые растениями с многогнездными вместилищами, функционируют как гаметы или без слияния воспроизводят материнские растения. Иногда, например у растений Тихоокеанского побережья США, смены форм развития не про-

исходит. В природе же и в культуре растут слоевища только с одногнездными спорангиями.

Род *фельдманния* (Feldmannia) имеет слоевища высотой до 3 *см*, которые отличаются от эктокарпуса наличием в основании вертикальных побегов и волосков вставочных зон роста, состоящих из ряда коротких клеток, а также тем, что клетки содержат дисковидные хлоропласты. Большинство видов рода фельдманния растут на водорослях.

Род *сорокарпус* (Sorocarpus) включает виды, которые характеризуются многогнездными спорангиями, расположенными на ветвях пучками; одногнездные спорангии неизвестны.

Род *бахелотия* (Bachelotia) объединяет водоросли, внешне сильно напоминающие пилайеллу. Слоевище у них в высоту достигает 3 *см*. Хлоропласты в клетках вертикальных побегов удлиненные и расположены одной-двумя группами, в которых ориентированы по радиусам. В клетках ризоидов хлоропласты дисковидные. У наиболее хорошо изученного вида — *бахелотии антильской* (B. antillarum) половой процесс неизвестен, в то же время у нее зооспоры из одногнездных спорангиев гораздо крупнее (15—25 × 25—35 *мкм*) зооспор из многогнездных спорангиев (диаметром 4—6,5 *мкм*).

Род *стреблонема* (Streblonema)— пример микроскопических эктокарповых, растущих на поверхности других водорослей и лишенных вертикальных вегетативных ветвей, а если они все-таки есть, то короткие и не отличаются от стелющихся нитей. Имеются многоклеточные волоски с базальной зоной роста (рис. 121, *1*).

Род *энтонема* (Entonema) включает эктокарповые, растущие в слоевищах других водорослей (рис. 123). Их нити растут между клетками хозяина. Органы размножения и волоски с базальной зоной роста развиваются группами на нитях, расположенных под наружным слоем клеток или под кутикулой водоросли-хозяина; по мере роста они поднимают этот слой, разрывают его и высовываются наружу. Одногнездные и многогнездные вместилища образуются на разных слоевищах водоросли-хозяина.

ПОРЯДОК ТИЛОПТЕРИДОВЫЕ (TILOPTERIDALES)

Это слабо изученный порядок. Он объединяет небольшое число родов, составляющих одно семейство, и ограниченное число видов.

У представителей семейства *тилоптеридовых* (Tilopteridaceae) высота слоевищ достигает 30 *см*; они кустистые, с нитевидными ветвями, состоящими из одного ряда клеток или (по крайней мере в нижней части) из нескольких рядов — в последнем случае побеги имеют членистый вид. Рост слоевищ происходит посредством вставочных зон роста, расположенных часто

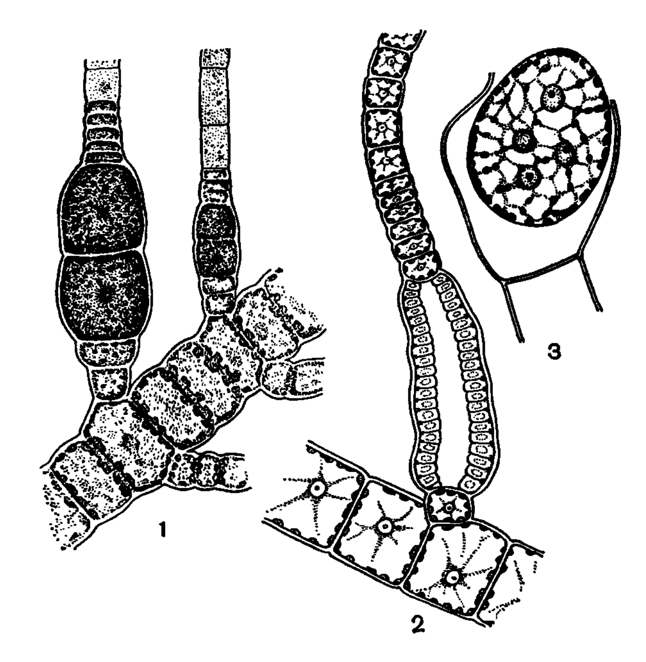


Рис. 124. Тилоптеридовые:

1 — тилоптерис (Tilopteris), спорангии с одноядерными моноспорами; *2*, *3*— гаплоспора шаровидная (Haplospora globosa): *2* — многогнездное вместилище на продольном разрезе, *3* — четырехъядерная моноспора.

по одной или по нескольку в каждом междоузлии. Ветви нередко оканчиваются волоском со вставочной зоной роста в основании.

Своеобразны у тилоптеридовых органы размножения. У них известны крупные моноспорангии (рис. 124, *1*) и многогнездные вместилища (рис. 124, *2*). Некоторые исследователи наблюдали, как в моноспорангии перед выходом моноспоры ядро делится с образованием четырех и большего (до 12) числа ядер (рис. 124,*3*). Многогнездные вместилища тилоптеридовых устроены иначе, чем у других бурых водорослей. Они расположены в основании ветвей, полые внутри и с одним слоем гнезд по периферии. При созревании каждое гнездо открывается особым отверстием. До сих пор не совсем ясны особенности цикла развития тилоптеридовых. По данным одних исследователей, моноспоры и многогнездные вместилища развиваются у растений одновременно. При этом моноспоры представляют собой оогонии, а многогнездные вместилища — антеридии. Существует мнение, что *гаплоспора шаровидная* (Haplospora globosa) представляет собой спорофит, а *скафоспора красивая* (Scaphospora speciosa)— гаметофит одного и того же вида. Однако слияния гамет у этих и других тилоптеридовых до сих пор не наблюдалось. Другие исследователи встречали в природе и получали в культуре в основном слоевища с моноспорангиями. Моноспоры давали растения, производящие снова моноспоры, и лишь редкие слоевища

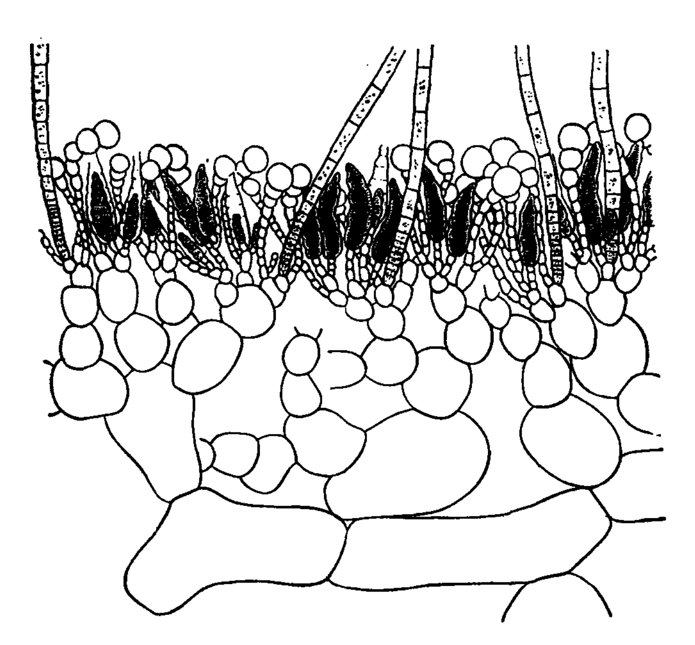


Рис. 125. Продольный разрез слоевища мезоглойи (Mesogloia).

образовывали одновременно многогнездные вместилища.

Тилоптеридовые обладают замечательной способностью к вегетативному размножению. Новые слоевища могут образовываться не только из отдельных многоклеточных частей ризоидов, но и из одиночных клеток. У *тилоптериса Мертенса* (Tilopteris mertensii) в обломках боковых ветвей образуются гипноцисты, вырастающие в новые слоевища. Тилоптеридовые растут в сублиторали, часто на значительной глубине, в умеренных морях северной части Атлантического океана у берегов Европы и Америки.

ПОРЯДОК ХОРДАРИЕВЫЕ (CHORDARIALES)

К хордариевым относятся бурые водоросли, имеющие самые разнообразные микроскопические и макроскопические слоевища: корковидные, пузыревидные, шнуровидные, кустистые (высотой до 70 *см*). Общим признаком для хордариевых служит строение поверхностного слоя слоевища. Он состоит из многоклеточных (2—12 клеток) однорядных неразветвленных нитей. Их клетки, содержащие большое количество хлоропластов, интенсивно окрашены; такие нити называют ассимиляционными. Нередко они имеют булавовидную форму за счет того, что их верхушечные клетки крупнее нижних. Ассимиляционные нити бывают рыхло- или плотнорасположенными (рис. 125, 127, *1*), но они не срастаются между собой. У некоторых представителей, например у *стилофоры*, ассимиляционные нити появляются группами только вместе с органами размножения; у других ассимиляционные нити выражены только на растущих вершинах (у *сплахнидиума*).

Слоевища хордариевых построены следующим образом. В основании имеется однослойная или многослойная пластинка или разветвленные стелющиеся нити. От основания вверх отходит большое число однорядных многоклеточных вертикальных нитей (при многоосевом строении) или одна нить (при одноосевом строении). Вертикальные нити дают короткие боковые выросты, которые многократно и интенсивно ветвятся, образуя слои клеток, окружающих центральный пучок вертикальных нитей или единственную центральную нить. Различия в строении слоевищ хордариевых связаны с разным числом вертикальных нитей и их высотой, а также с неодинаковой плотностью их расположения. Если вертикальные нити не развиваются, получается корковое слоевище или слоевище, образованное стелющимися нитями. Слоевища большинства хордариевых несут волоски с базальной зоной роста. У некоторых мелких представителей (семейство элахистовых) наряду с ассимиляционными нитями растут периферические нити. Они тоже однорядные, но гораздо длиннее ассимиляционных (до 2,5 *см*), и их клетки также содержат много хлоропластов.

Цикл развития хордариевых заключается в чередовании большей частью крупного спорофита и микроскопического гаметоспорофита. У хордариевых имеется плетизмоталлюс — микроскопический спорофит, который несет многогнездные спорангии и может в виде выроста производить макроскопическое слоевище спорофита. Из зооспор снова вырастают слоевища плетизмоталлюса. Макроскопические слоевища спорофитов у хордариевых производят одногнездные или многогнездные спорангии или и те и другие одновременно. Мейоз происходит в одногнездных спорангиях. Гаметоспорофит хордариевых состоит их стелющихся разветвленных нитей, на которых развиваются многогнездные вместилища. Половой процесс—изогамия, крайне редко — гетерогамия. Зигота прорастает в растеньице, которое сначала внешне подобно гаметоспорофиту, а позднее производит макроскопическое слоевище спорофита или остается в виде плетизмоталлюса. Зооиды без полового процесса снова дают начало гаметоспорофитам. Из спор, производимых макроскопическими спорофитами, могут вырастать как гаметоспорофиты, так и спорофиты. Все это приводит к тому, что в цикле развития хордариевых отсутствует строгое чередование форм развития.

Из-за большого разнообразия в строении слоевищ хордариевые делят на несколько семейств.

Семейство мирионемовые (Myrionemataceae)

Слоевище у мирионемовых мелкое, микроскопическое, состоящее из одно- или двухслойной стелющейся пластинки с короткими вертикальными нитями (рис. 121, *2*). Представители этого семейства часто встречаются на крупных водорослях, где их можно обнаружить только с помощью микроскопа, а также на камнях. Мирионемовые произрастают в литоральной и сублиторальной зонах всех морей. Возможно, что часть водорослей, относящихся к этому семейству, представляют собой микроскопические стадии развития других бурых водорослей.

Особенно часто встречаются виды трех родов.

Род *мирионема* (Myrionema) включает виды с дисковидным или полусферическим слоевищем, достигающим в диаметре 0,5—4 *мм*. Основание однослойное, из радиально расходящихся плотно сомкнутых нитей. Высота вертикальных нитей достигает 0,2 *мм*. Спорофит и гаметоспорофит могут иметь вертикальные нити разного облика и размера. Гаметоспорофиты с многогнездными многорядными вместилищами, спорофиты с одногнездными эллипсоидными или грушевидными спорангиями (рис. 121, *2*).

Род *аскоциклус* (Ascocyclus) отличается от рода мирионема тем, что у его представителей на слоевищах развиваются одноклеточные парафизы. Спорангии известны только однорядные многогнездные.

Род *микроспонгиум* (Microspongium) объединяет водоросли, у которых слоевища образуют выпуклые слизистые подушечки. В отличие от вышеперечисленных родов вместилища образуются не на поверхности горизонтальной части, а по бокам вертикальных нитей.

Семейство ральфсиевые (Ralfsiaceae)

У ральфсиевых слоевище корковидное, грубое, большей частью многолетнее. Оно состоит из горизонтального слоя клеток, образованного радиально расходящимися нитями, и из вертикальных плотно сомкнутых рядов клеток (рис. 127, *2*). Одногнездные спорангии и многогнездные вместилища образуются как выросты поверхностных клеток. Одновременно с органами размножения развиваются многоклеточные парафизы. Ральфсиевые растут в морях умеренных и приполярных поясов. Наиболее широко известна *ральфсия бородавчатая* (Ralfsia verrucosa). Ее темно-коричневые корки достигают в диаметре 10 *см* и в толщину 2 *мм*, на них часто выражены концентрические полосы, соответствующие, видимо, периодам интенсивного роста. Ральфсия бородавчатая растет в литоральной зоне в «ваннах» (углубления в скалах, заполненные водой) и на открытых местах, а также в верхней сублиторали. В бесприливных морях она покрывает камни, омываемые прибоем. Органы размножения наблюдаются летом и осенью.

Семейство литодермовые (Lithodermataceae)

Литодермовые подобны ральфсиевым, но отличаются от них отсутствием парафиз и особенностями развития органов размножения. Одногнездные спорангии образуются из поверхностных клеток, а многогнездные вместилища появляются или как боковые выросты вертикальных нитей, которые вверху обычно неплотно сомкнуты, или путем преобразования их верхних клеток. Среди литодермовых наряду с морскими видами имеются представители, растущие в сильно опресненных местах. Виды рода *херибаудиелла* (Heribaudiella) встречаются в реках в местах с сильным течением.

Семейство элахистовые (Elachistaceae)

Слоевище элахистовых имеет вид маленького пушистого или плотного шарика, несущего густой пучок нитей. Внутри слоевище состоит из вильчато-ветвящихся коротких нитей, которые у поверхности переходят в неразветвленные короткие ассимиляционные и длинные периферические нити; последние при сильном развитии придают слоевищу вид пучка нитей. У некоторых представителей ассимиляционные нити отсутствуют. Органы размножения развиваются на основных нитях рядом с ассимиляционными или на периферических нитях. Большинство элахистовых растет в качестве эпифитов на крупных водорослях, некоторые имеют снизу бесцветные нити, внедряющиеся в ткань хозяина. Распространены элахистовые в холодных и умеренных морях.

Род *элахиста* (Elachistea) и его вид *элахиста фукусовая* (E. fucicola) наиболее широко известны. Для этих водорослей характерны плотная полушаровидная часть в основании и длинные периферические нити, достигающие в длину 1,5—2 *см*. Периферические нити появляются летом, а осенью опадают, поэтому зимой и весной слоевище может иметь вид плотных шариков. Органами размножения являются одногнездные и многогнездные (однорядные и многорядные) спорангии. Зооспоры из многогнездных спорангиев служат для воспроизведения материнских растений. В одногнездных спорангиях происходит мейоз; образующиеся зооспоры дают микроскопические гаметоспорофиты, имеющие вид стелющихся разветвленных нитей; на них развиваются многогнездные гаметангии. Переход от гаметоспорофитов к спорофитам осуществляется в результате полового

процесса и образования зигот или путем развития слоевища спорофита из выроста на гаметоспорофите.

Элахиста фукусовая встречается на бурых водорослях — фукусе и аскофиллуме, в защищенных и открытых местах в литорали и в верхней сублиторали. Особенно в больших количествах она развивается на видах рода фукус, благодаря чему и получила такое видовое название.

Элахиста фукусовая поселяется и на слоевищах красных водорослей — халосакционе и родимении, растущих в тех же местах. Распространена она в северной части Атлантического океана и в арктических морях.

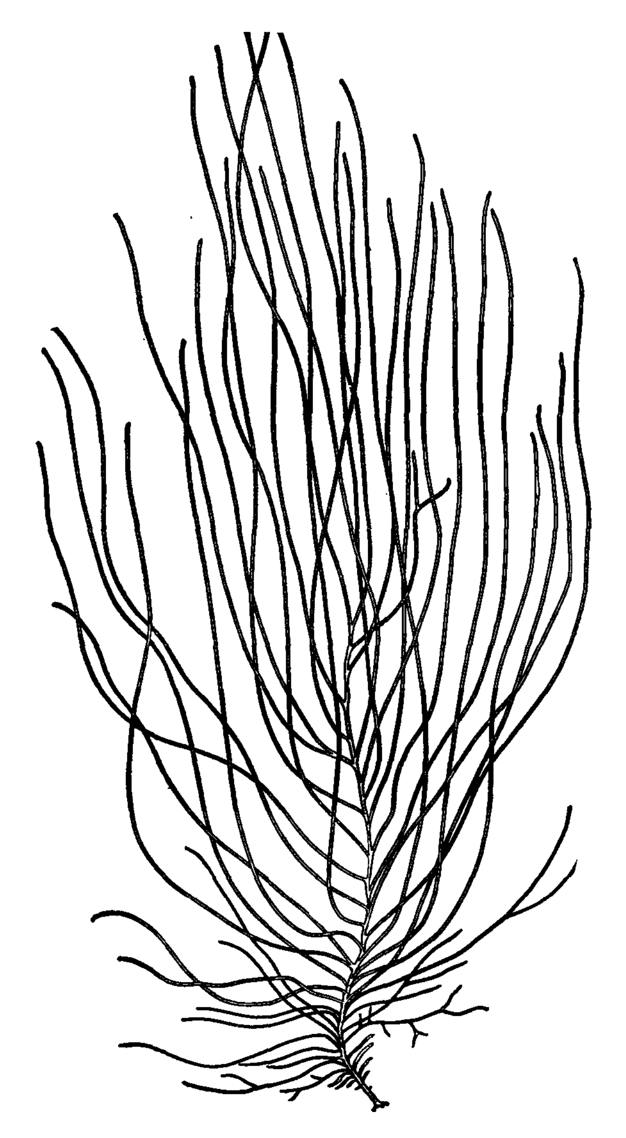


Рис. 126. Хордария плетевидная (Chordaria flagelliformis).

Семейство коринофлеевые (Corynophlaeaceae)

У коринофлеевых слоевище шаровидное, внутренняя часть его образована дихотомически-ветвящимися нитями, построенными из крупных бесцветных клеток. Снаружи располагаются ассимиляционные нити, а периферические нити, в отличие от элахистовых, отсутствуют. Наиболее крупным слоевищем обладает *леатезия неоднородная* (Leathesia difformis, рис. 129, *1*). Она может достигать в диаметре 5 *см*. В крупных слоевищах внутренние нити разрушаются, и слоевища превращаются в полые шары. На одном слоевище могут одновременно развиваться одногнездные и однорядные многогнездные спорангии. Растет леатезия на камнях и на водорослях в литорали и в верхней сублиторали морей умеренного пояса.

Семейство хордариевые (Chordariaceae)

Слоевище у хордариевых крупное, высотой до 70 *см*, кустистое, с цилиндрическими ветвями. В центральной части побегов располагается пучок продольных нитей или одна нить. Поверхность слоевища образована ассимиляционными нитями. В отдельных районах морей СССР широко распространены виды пяти родов.

Род *эудесме* (Eudesme) характеризуется нежным слоевищем с побегами в виде слабо разветвленных слизистых шнуров рыхлого строения (в препарате при надавливании на покровное стекло нити легко расходятся). Ассимиляционные нити располагаются пучками. Центральная часть ветвей сложена пучком нитей, слабо соединенных между собой. Органы размножения — одногнездные спорангии.

Из видов этого рода особенно известен *эудесме зеленоватый* (E. virescens). В морях СССР его макроскопические слоевища, являющиеся спорофитами, растут в наиболее теплые летние месяцы в защищенных местах на других водорослях и камнях. Зимой он существует в виде микроскопических гаметоспорофитов, на которых образуются одногнездные спорангии.

Род *мезоглойя* (Mesogloia) отличается тем, что у его представителей в центре ветвей расположена одна нить, а не пучок нитей (рис. 125). Эти водоросли также имеют рыхлое строение. У спорофитов некоторых видов, кроме одногнездных спорангиев, встречаются многогнездные. Образующиеся в них зооспоры снова дают материнские растения.

Род *хордария* (Chordaria) включает виды с кустистым слоевищем плотного строения, клеточные нити внутри его (кроме ассимиляционных) плотно соединены между собой (рис. 126, 127, *1*). Центральная часть побегов образована пучком нитей обычного для хордарие-

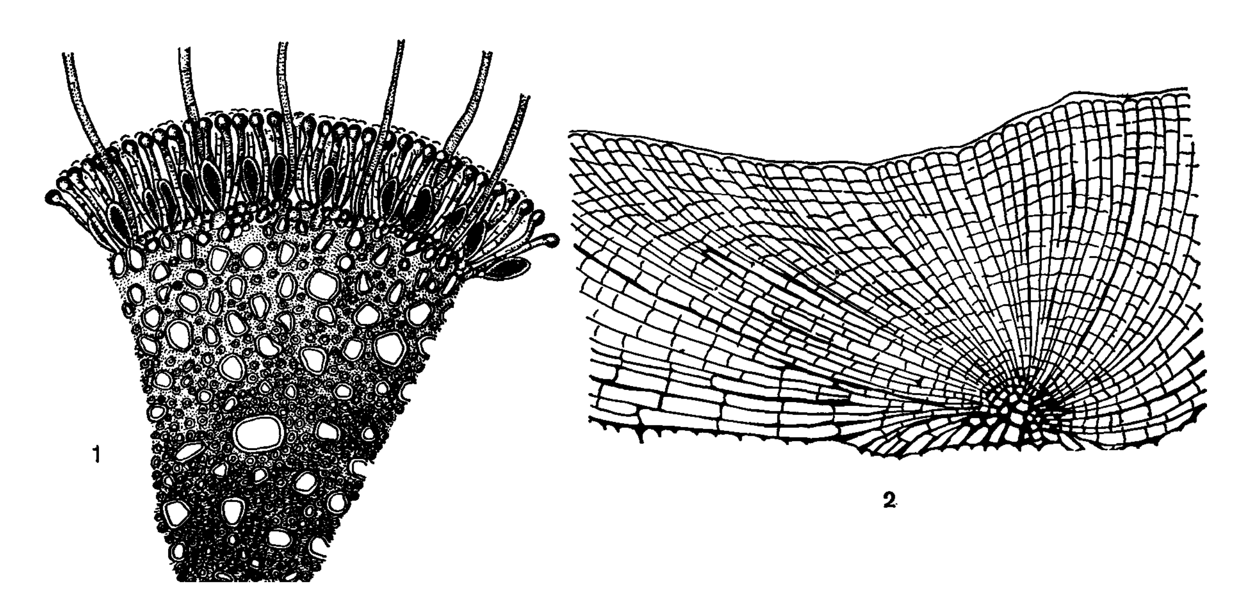


Рис. 127. Поперечный разрез слоевища хордарии плетевидной (*1*); вертикальный разрез слоевища ральфсии бородавчатой (*2*).

вых диаметра; между ними расположены узкие нити из длинных клеток с толстыми оболочками — гифы, они повышают прочность слоевища на разрыв. Органы размножения — одногнездные спорангии.

Особенно широкое распространение имеет *хордария плетевидная* (C. flagelliformis). Она растет в северном полушарии во всех морях субарктического и умеренного поясов, нередко ее заросли покрывают большие участки каменистого грунта в открытых и защищенных местах. В зависимости от силы прибоя слоевища хордарии плетевидной могут быть то сильно разветвленными (в более спокойных местах), то почти неразветвленными (там, где прибой сильный). Спорангии у спорофитов имеются с апреля до ноября. Гаметоспорофиты микроскопические с многогнездными вместилищами. В условиях лабораторных культур из зооспор, которые производят спорофиты, снова вырастали спорофиты, а также гаметоспорофиты. Последние в культуре продолжали размножаться бесполым путем посредством зооспор. Замечено, что органы размножения на гаметоспорофитах развиваются при более низкой температуре, чем на спорофитах, что соответствует их произрастанию в природе в зимнее время.

Род *сферотрихия* (Sphaerotrichia) отчасти сходен с предыдущим. Виды этих двух родов легко спутать по внешнему облику, но они хорошо различаются по анатомическому строению. У *сферотрихии развесистой* (S. divaricata), которая распространена там же, где и хордария плетевидная, отсутствуют гифы. Поэтому она растет в более спокойных местах, и ее слоевища менее грубые.

Род *аналипус* (Analipus) удобно рассмотреть на примере наиболее известного вида *аналипуса японского* (A. japonicus). Он распространен в северной части Тихого океана, в морях умеренного пояса и до недавнего времени больше был известен как *гетерохордария еловая* (Heterochordaria abietina). В СССР это довольно обычное растение в некоторых районах Японского моря, у Сахалина, Курильских островов и восточного побережья Камчатки. Аналипус японский имеет вертикальное слоевище высотой до 30 *см* с центральным побегом, от которого отходят короткие неветвящиеся веточки. Коровой слой образован ассимиляционными нитями. Многогнездные вместилища развиваются путем преобразования клеток ассимиляционных нитей, кроме верхушечной клетки. Вертикальное слоевище прикрепляется к грунту подошвой. Иногда оно отходит от стелющихся разветвленных многорядных побегов с плотным коровым слоем. В местах с сильным прибоем вертикальные побеги образуют небольшое число коротких боковых побегов. Могут вырастать вертикальные побеги совершенно без боковых ветвей. В еще более прибойных местах развиваются только стелющиеся побеги или слоевища в виде корок, как у ральфсии.

Семейство сперматохновые (Spermatochnaceae)

Слоевище у сперматохновых кустистое, с одной или четырьмя-пятью осевыми нитями. Коровой слой плотный. Ассимиляционные нити

образуются только при развитии органов размножения и выполняют функцию парафиз—бесплодных клеточных нитей. Из этого семейства наиболее широко известны род *сперматохнус* (Spermatochnus) с одной осевой нитью и род *стилофора* (Stilophora) с четырьмя-пятью осевыми нитями. В СССР виды этих родов произрастают в сублиторали Черного моря.

Семейство сплахнидиевые (Splachnidiaceae)

К этому семейству относится всего один род *сплахнидиум* (Splachnidium) с единственным видом. *Сплахнидиум морщинистый* (Splachnidium rugosum) растет в южном полушарии у мыса Доброй Надежды и по южному берегу Австралии. Слоевище у этого растения студенистое, с полостью внутри; оно состоит из центрального толстого вертикального побега с немногочисленными слабо разветвленными толстыми боковыми ветвями. В основании слоевища имеется диск для прикрепления к грунту. Органы размножения — одногнездные спорангии — у сплахнидиума морщинистого развиваются в особых углублениях — концептакулах. Концептакулы образуются в некоторых точках поверхности слоевища, вблизи вершин побегов. Здесь начинаются интенсивное деление и рост клеток, при этом возникают впячивания внутрь слоевища. Образованию концептакулов способствует то, что слоевище имеет рыхлое нитчатое строение и снабжено полостями, заполненными слизью. В прошлом сплахнидиум морщинистый относили к фукусовым на том основании, что у него существуют концептакулы и на вершинах побегов расположены особые крупные клетки. Однако со временем выяснилось, что концептакулы у них образуются совершенно иначе, чем у фукусовых, а особые клетки оказались одноклеточной эндофитной зеленой водорослью *кодиолум* (Codiolum), которая постоянно присутствует в коровом слое молодых вершин побегов. Ассимиляционные нити у сплахнидиума морщинистого развиваются только на молодых частях, потом они опадают, и поверхность оказывается образованной плотной корой из мелких клеток. У сплахнидиума имеются многоклеточные волоски с интеркалярной зоной роста, которые растут на внутренней поверхности концептакулов и высовываются через их отверстия наружу.

ПОРЯДОК ДИКТИОСИФОНОВЫЕ (DICTYOSIPHONALES)

Высота слоевища диктиосифоновых колеблется от нескольких миллиметров до 1 *м*. Оно целиком или частично паренхиматического строения. Слоевища диктиосифоновых могут быть пластинчатыми или кустистыми с цилиндрическими ветвями, многорядными или в некоторых местах однорядными. У всех диктиосифоновых с многорядными слоевищами плотный коровой слой, состоящий из тесно сомкнутых клеток. Макроскопические слоевища могут быть спорофитами или гаметоспорофитами. Органы размножения — одногнездные или многогнездные вместилища — развиваются на поверхности слоевища; при этом могут появляться парафизы, или же в органы размножения превращаются поверхностные клетки или клетки, лежащие под корой.

Макроскопические слоевища диктиосифоновых образуют одногнездные или многогнездные вместилища или оба типа органов размножения одновременно. Мейоз обычно происходит в одногнездных спорангиях. Цикл развития диктиосифоновых подобен циклу развития хордариевых. Он характеризуется, во-первых, нерегулярной сменой форм развития, вызванной тем, что они способны к самовозобновлению посредством спор или партеногенетического развития гамет; во-вторых, наличием микроскопических форм развития, которые могут быть гаметоспорофитами или плетизмоталлюсами, способными производить многогнездные спорангии и слоевища спорофитов в качестве выростов. Половой процесс у диктиосифоновых в основном изогамный, реже гетерогамный.

Диктиосифоновые распространены в морях всех океанов, но особенно много их в морях умеренных и приполярных поясов, где они образуют заросли. Встречаются они в самых различных биотопах — в литорали и в сублиторали, на камнях и других водорослях. В силу большого разнообразия диктиосифоновые делятся на несколько семейств.

Семейство пунктариевые (Punctariaceae)

Слоевище пунктариевых может быть пластинчатым, цилиндрическим или нитевидным, неразветвленным или ветвящимся в самом основании. Одногнездные и многогнездные вместилища у пластинчатых слоевищ образуются путем преобразования поверхностных клеток, у нитевидных слоевищ они могут располагаться снаружи.

Род *пунктария* (Punctaria) наиболее широко распространен, особенно *пунктария широколистная* (P. latifolia). Ее слоевище имеет вид удлиненной (до 65 *см*) пластины, сужающейся к основанию. Органом прикрепления к грунту служит маленький диск. Пластина состоит из четырех — семи слоев клеток (рис. 128, *1*). Наружные слои образованы более мелкими и интенсивно окрашенными клетками. У растений, растущих в местах, где отсутствует ин-

тенсивное движение воды, клетки внутри слоевища плотно сомкнутые, с прямыми стенками. В прибойных местах углы клеток внутренних слоев становятся закругленными, увеличиваются межклеточные пространства; изредка клетки, лежащие в центре, дают нитевидные выросты, идущие по межклеточным пространствам. Этим достигается большая эластичность и прочность слоевищ. Чередование макроскопического спорофита и микроскопического гаметоспорофита наблюдается не всегда; часто зооиды из одногнездных и многогнездных вместилищ развиваются в *плетизмоталлюс*. Этот вид распространен в морях умеренных поясов обоих полушарий. В холодных районах его слоевища встречаются летом, в более теплых они появляются зимой и после спороношения, к середине лета, отмирают. Пунктария широколистная растет в нижнем горизонте литорали и в сублиторали на камнях и на водорослях с грубыми слоевищами, отсутствует в местах с очень сильным движением воды.

Семейство диктиосифоновые (Dictyosiphonaceae)

Форма слоевищ диктиосифоновых различна: они бывают многорядные, нитевидные или трубчатые, простые или сильно разветвленные, плотные или с полостью. Рост верхушечный. Спорангии образуются из поверхностных клеток; благодаря увеличению собственных размеров и делению окружающих клеток они оказываются погруженными внутрь слоевища. В макроскопических слоевищах развиваются только одногнездные спорангии.

Род *диктиосифон* (Dictyosiphon) распространен в морях северного умеренного пояса, в Атлантическом и Тихом океанах. Слоевище у его представителей разветвленное, ветви тонкие, толщиной 1—2 *мм*, реже до 4 *мм*. К числу наиболее массовых и широко распространенных видов относится *диктиосифон укроповидный* (D. foeniculaceus). Он получил такое название из-за сильно разветвленного слоевища с тонкими веточками. Эта водоросль достигает в высоту 1 *м*. Растет в нижнем горизонте литорали и в верхней сублиторали на других водорослях, реже на камнях. Наибольшего развития достигает летом.

Род *койлодесме* (Coilodesme) встречается в северной части Атлантического и Тихого океанов. Слоевище у его представителей овальное или лентовидное, с полостью, плоское или раздутое. Виды этого рода в основном встречаются на других водорослях, некоторые считаются приуроченными к определенным родам; это нашло отражение в названии некоторых видов, например *койлодесме цистозейрового* (C. cystoseirae).

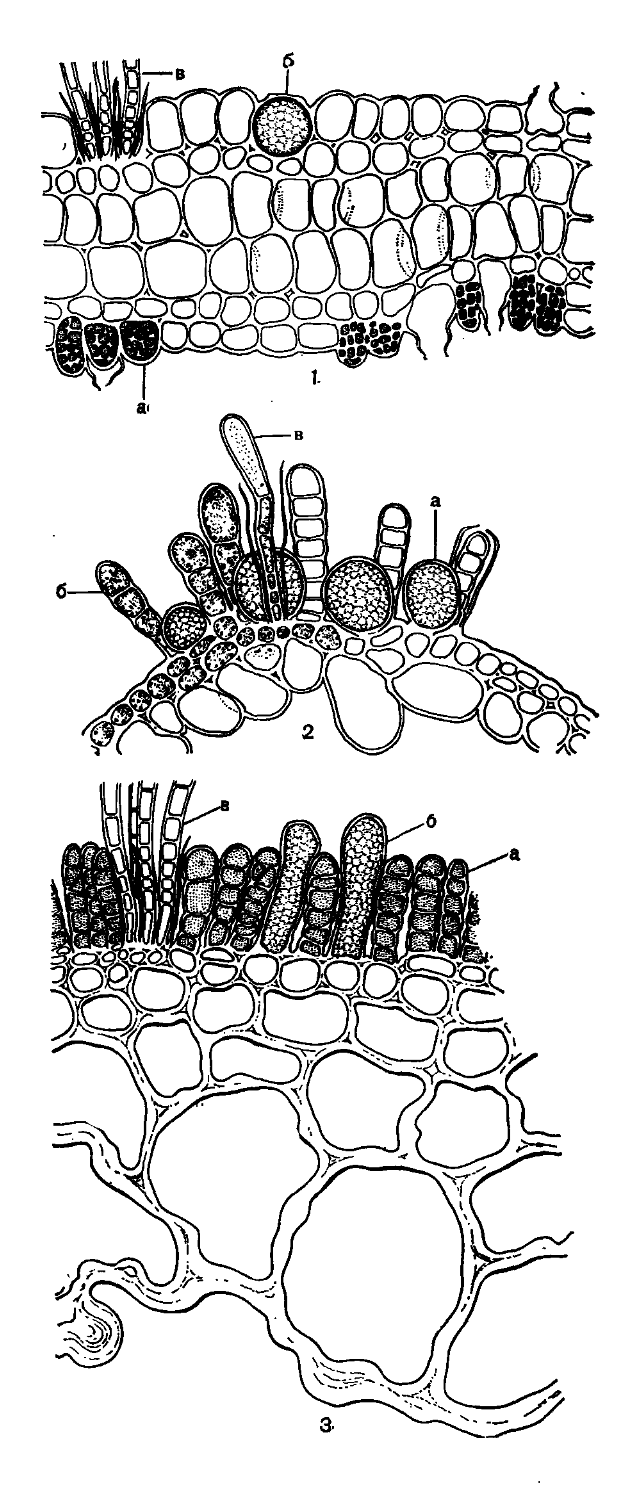


Рис. 128. Поперечные разрезы слоевищ бурых водорослей:

1 — пунктария широколистная (Punctaria latifolia): *а* — многогнездные вместилища, *б* — одногнездные вместилища, *в* — волоски; *2* — асперококкус шиповатый (Asperococcus echinatus): *а* — одногнездные спорангии, *б* — парафизы с хлоропластами, *в* — молодой волосок; *3* — сцитосифон коленчатый (Scytosiphon lomentaria): *а* — однорядные многогнездные гаметангии, *б* — бесцветные парафизы, *в* — волоски.

Семейство стиктиосифоновые (Stictyosiphonaceae)

Слоевище у стиктиосифоновых разветвленное, с нитевидными цилиндрическими ветвями, многорядными или местами однорядными. Многорядные участки членистые, т. е. клетки в них располагаются ровными поперечными рядами. Спорангии погружены в поверхностный слой клеток или находятся на поверхности слоевища. Парафизы отсутствуют.

Род *истмоплея* (Isthmoplea) характеризуется слоевищем супротивно, мутовчато или попеременно разветвленным, прикрепляющимся к субстрату многочисленными разветвленными клеточными нитями. На слоевище развиваются одногнездные спорангии, которые располагаются супротивно попарно по бокам ветвей, иногда отдельные спорангии размещаются напротив ветви. Спорангии шаровидные, поэтому один широко распространенный вид получил название *истмоплея шароносная* (I. sphaerophora). По внешнему виду ее легко спутать с эктокарповыми, с которыми она растет вместе на камнях и водорослях в литоральной и сублиторальной зонах морей северной части Атлантического океана.

Род *стиктиосифон* (Stictyosiphon) встречается во всех морях, кроме тропических. Растения имеют вид пучков прямых грубых нитей с мутовчато, супротивно или попеременно расположенными короткими ветвями. Слоевище на большом протяжении многорядное, с бесцветными волосками, иногда с полостью внутри. Прикрепляется к субстрату нитевидными ризоидами, которые могут образовывать диск. Одногнездные или многогнездные спорангии, развивающиеся на слоевище, погружены в поверхностный слой или выступают над поверхностью. На микроскопической форме развития тоже возникают одногнездные и многогнездные вместилища.

В умеренных и арктических морях северного полушария часто встречается *стиктиосифон скрученный* (S. tortilis). Местами в субарктических и арктических морях он является одним из наиболее обычных видов. Стиктиосифон скрученный предпочитает расти в нижнем горизонте литорали и в верхней сублиторали в защищенных местах, в том числе в районах с сильным опреснением.

Семейство асперококковые (Asperococcaceae)

К этому семейству относится один род *асперококкус* (Asperococcus), виды которого встречаются в морях умеренных поясов обоих полушарий. У них цилиндрическое или мешковидное полое слоевище (рис. 128, *2*). Одногнездные и многогнездные спорангии развиваются на разных индивидах или на одних и тех же. Органы размножения образуются группами на поверхности слоевища, одновременно с ними вырастают многоклеточные парафизы. Микроскопическая форма развития имеет многогнездные вместилища. Виды этого рода растут в качестве эпифитов на других водорослях.

Семейство стриариевые (Striariaceae)

У стриариевых органы размножения образуются вместе с одноклеточными мешковидными парафизами группами на поверхности слоевища. К этому семейству относят один род.

Род *стриария* (Striaria) можно рассмотреть на примере *стриарии оттянутой* (S. attenuata), имеющей кустистое слоевище высотой до 50 *см* с супротивно, мутовчато или поочередно расположенными ветвями, сужающимися к основанию и к вершине. Макроскопическое слоевище является спорофитом и несет шаровидные или яйцевидные одногнездные спорангии. Гаметофит микроскопический, состоит из стелющихся нитей, несущих многогнездные гаметангии. Половой процесс — изогамия. Из зиготы сначала вырастают стелющиеся нити — протонема, на которой позднее появляется макроскопическое слоевище спорофита. Полный цикл у стриарии оттянутой осуществляется не всюду: он известен для этих водорослей у берегов Франции; у индивидов же, растущих в Северном море у острова Гельголанд, в культурах наблюдалось чередование только бесполых слоевищ с одногнездными спорангиями.

ПОРЯДОК СЦИТОСИФОНОВЫЕ (SCYTOSIPHONALES)

Сцитосифоновые обладают макроскопическими слоевищами, высотой от 1 до 50 *см*. Форма их разнообразна: они могут иметь вид удлиненно-вертикальных пластинок, трубок с перетяжками, полых шаров, сетчатых пластинок и т. д. Объединяет их то, что они образованы плотно сомкнутыми клетками, мелкими и интенсивно окрашенными в поверхностных слоях, а глубже постепенно увеличивающимися в размерах и становящимися бесцветными. Клетки имеют по одному хлоропласту с пиреноидом. На поверхности слоевища вырастают однорядные или двухрядные многогнездные вместилища. У некоторых родов (сцитосифон, колпомения) среди вместилищ развиваются единичные парафизы, состоящие из одной бесцветной клетки, более широкой и высокой, чем спорангии. На поверхности слоевища встречаются группами и одиночные многоклеточные волоски с базальной зоной роста (рис. 128, *3*).

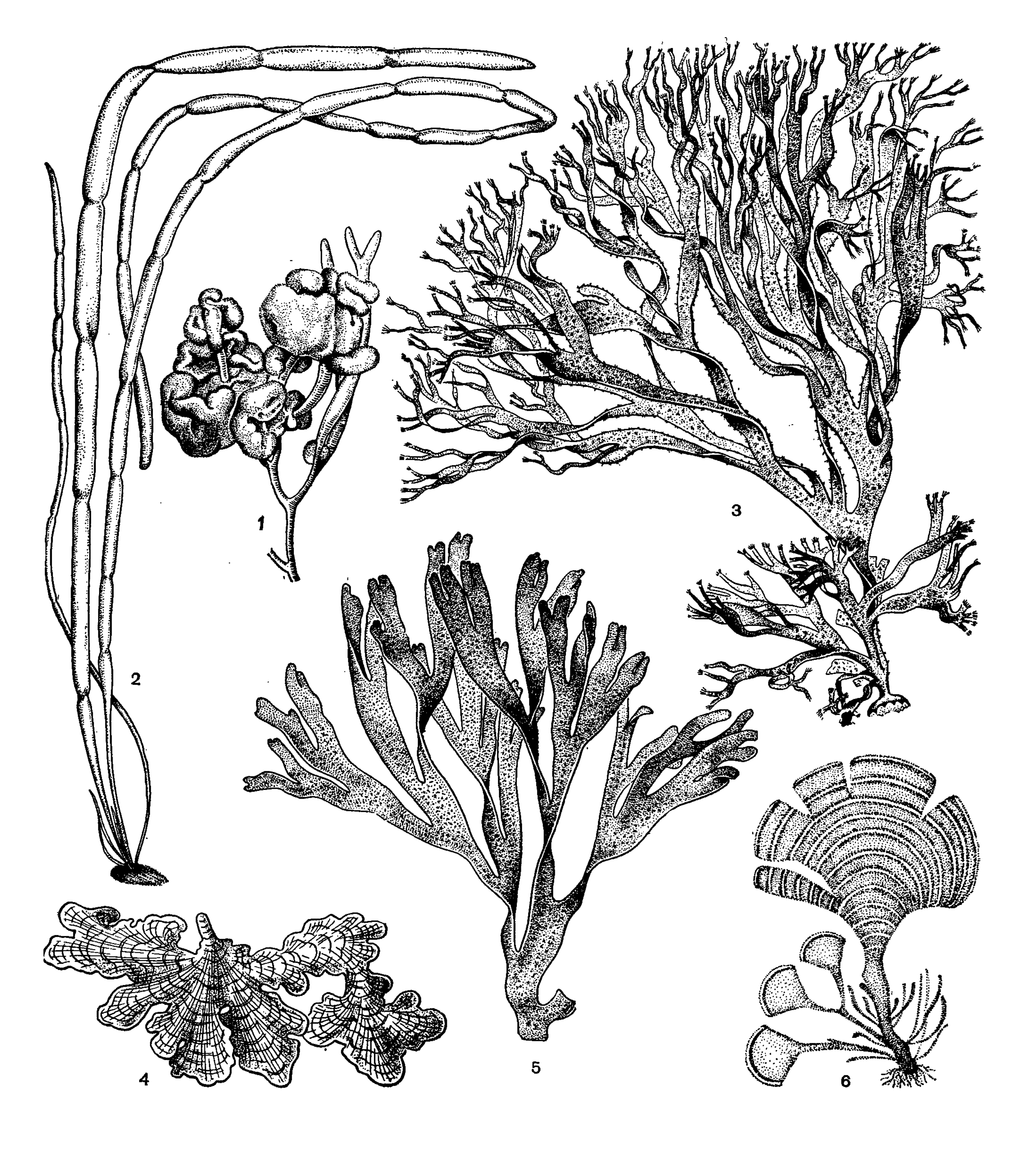


Рис. 129. Бурые водоросли:

1 — леатезия неоднородная (Leathesia difformis) на красной водоросли фурцеллярии; *2* — сцитосифон коленчатый (Scytosiphon lomentaria); *3* — гаметофит кутлерии (Cutleria); *4* — спорофит кутлерии (Aglaozonia); *5* — диктиота дихотомическая (Dictyota dichotoma); *6* — падина павлинья (Padina pavonia).

Такие макроскопические слоевища сцитосифоновых считаются гаметофитами, но правильнее их называть гаметоспорофитами.

Зооиды, образующиеся во вместилищах без полового процесса или после него, вначале вырастают в короткую, стелющуюся нить из удлиненных клеток. В последующем в зависимости от сочетания внешних условий развиваются следующие микроскопические или полумикроскопические образования, считающиеся спорофитами: а) стелющийся диск с короткими вертикальными нитями и одногнездными спорангиями; б) корочки, по строению подобные ральфсии и несущие одногнездные спорангии; в) однорядные нити, которые местами дают полушаровидные паренхиматические образования, служащие местом развития одногнездных спорангиев; г) длинные стелющиеся нити с многогнездными или одногнездными спорангиями. Наряду с органами размножения на всех перечисленных растеньицах в культуральных условиях наблюдалось развитие проростков макроскопических слоевищ.

Развитию вертикальных макроскопических слоевищ гаметоспорофитов из зооспор, которые выходят из одногнездных спорангиев микроскопических форм развития, тоже предшествует образование стелющихся нитей или многослойных дисков.

Сцитосифоновые широко распространены в морях, но массового развития они достигают лишь в отдельных районах и в определенные сезоны.

В порядок входит только одно семейство *сцитосифоновых* (Scytosiphonaceae), объединяющее несколько родов.

Род *сцитосифон* (Scytosiphon) можно рассмотреть на примере наиболее широко распространенного *сцитосифона коленчатого* (S. lomentaria). Он имеет макроскопическое трубчатое неразветвленное слоевище с несколькими неглубокими перетяжками, в высоту оно достигает 50—70 *см*, а в ширину — 0,5—1 *см*, реже до 2 *см* (рис. 129, *2*). В северных морях, в частности в Белом, его макроскопические слоевища растут летом. Южнее, например под Владивостоком, их вегетирование приурочено к весне — началу лета, после чего слоевища разрушаются. В этот период сцитосифон в заливе Петра Великого в полузащищенных местах покрывает сплошным ковром камни и скалы на больших площадях от уреза воды до глубины 1,5 *м*. После его отмирания здесь почти не остается макроскопических водорослей.

Для сцитосифона характерна небольшая гетерогамия. Если женские гаметы, например, длиной 6,5—8 *мкм*, то мужские гаметы — 6,1—7,6 *мкм*. Женские гаметы двигаются меньший период времени, чем мужские. Вскоре после выхода из гаметангиев женские гаметы становятся вялыми и прикрепляются к субстрату. В то же время мужские гаметы энергично плавают в течение нескольких часов, собираясь в условиях культуры в наиболее темной части сосуда. В конце концов они тоже становятся вялыми и прикрепляются к субстрату. Мужские и женские гаметы у сцитосифона образуются на разных слоевищах. Зиготы начинают прорастать через 1—2 дня после образования.

Род *петалония* (Petalonia) характеризуется слоевищем в виде удлиненной пластинки без полости, лишь иногда на поперечном срезе можно заметить ее образование. Наиболее широко известны *петалония лентовидная* (P. fascia) и *петалония зостеролистная* (P. zosterifolia). Высота их слоевищ достигает 45 *см*, у первого вида они широкие, у второго — лентовидные. Вполне возможно, что это один вид. Оба вида растут в северном полушарии от Арктики до северной границы тропических вод.

Род *кольпомения* (Colpomenia) отличается шаровидным полым слоевищем диаметром 1—4 *см*, иногда до 10 *см*. Виды этого рода растут на камнях и на водорослях с кустистыми слоевищами. Они встречаются в теплых морях умеренного пояса и в тех районах тропических морей, где в силу подъема глубинных вод температура воды опускается зимой до +18, +19°С. Слоевища *кольпомении глубоковыемчатой* (C. sinuosa) встречаются, например, на юге Приморского края в первых числах апреля при температуре воды около 0°С и позднее, в начале лета, а также у северного побережья Индии в Аравийском море в октябре—ноябре при температуре воды выше +20°С.

Род *хидроклатрус* (Hydroclathrus) обычен в морях субтропического и тропического поясов. Его представители имеют волнистую стелющуюся по грунту пластинку с многочисленными отверстиями.

Род *иенгария* (Iyengaria) распространен там же, где хидроклатрус. У этих водорослей слоевище тоже пластинчатое и стелющееся по грунту, но без отверстий и с вертикальными конусовидными выростами высотой 1—2 *см*.

ПОРЯДОК КУТЛЕРИЕВЫЕ (CUTLERIALES)

Для представителей этого порядка характерен трихоталлический рост (греч. «трихос» — волосок и «таллос» — отпрыск, молодая ветвь): в растущих частях, по краям пластинчатого слоевища или на вершинах ветвей кустистого слоевища расположены многоклеточные волоски с базальной зоной роста, которая отчленяет клетки наружу — это способствует росту волосков по мере отмирания или разрушения

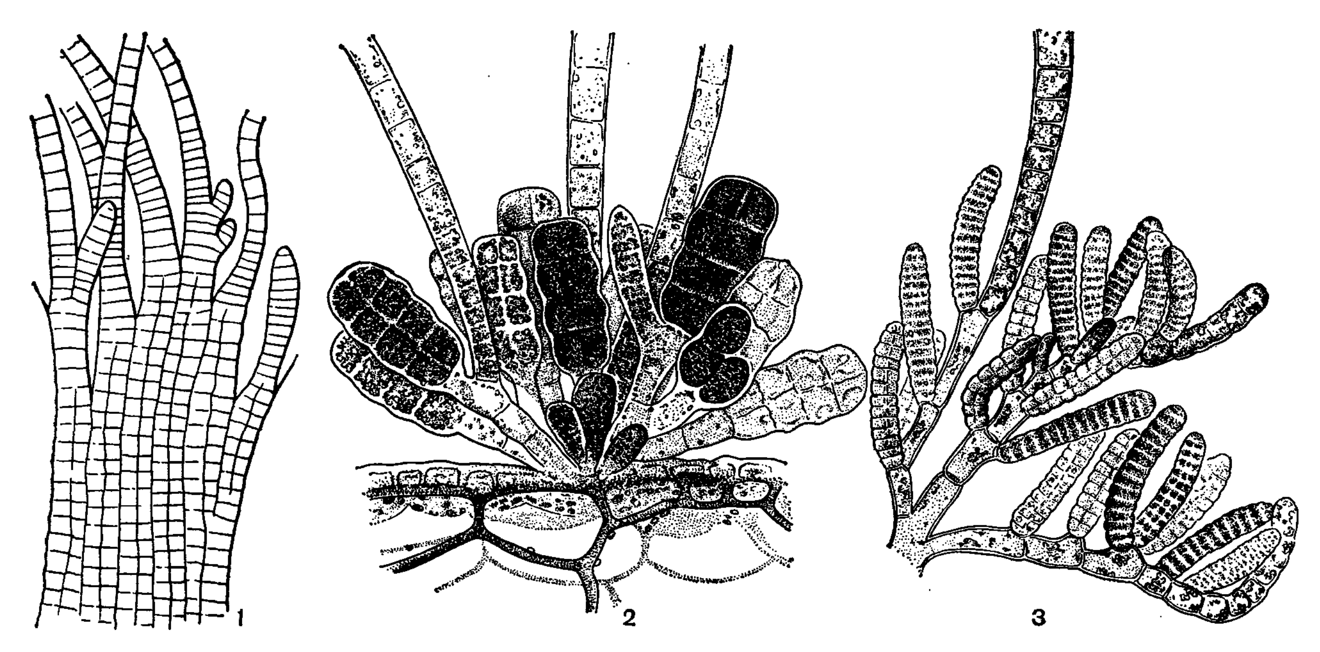


Рис. 130. Край слоевища занардинии (Zanardinia), вид с поверхности (*1*); кутлерия (Cutleria), веточки с женскими (*2*) и мужскими (*3*) гаметангиями.

верхних клеток, а также в сторону слоевища (рис. 130, *1*). На некотором удалении от зон роста основания волосков сливаются. Благодаря этому образуется слоевище паренхиматического и плотного строения. В более старых частях слоевища можно различить кору из мелких окрашенных клеток и сердцевину из крупных бесцветных клеток. Слоевища у кутлериевых бывают пластинчатыми: стелющимися корковидными или прямостоячими, сильно разветвленными. Внешне кутлериевые отличаются от других водорослей по наличию бахромы из нежных волосков на вершине или по краю слоевища.

Цикл развития кутлериевых заключается в чередовании диплоидных спорофитов и гаплоидных гаметофитов, которые бывают одинакового или разного строения. Половой процесс у кутлериевых — гетерогамия. Многогнездные гаметангии развиваются на разветвленных или неразветвленных однорядных выростах (рис. 130, *2*, *3*). Женские гаметангии с более крупными камерами, чем мужские. Женские гаметы соответственно крупнее мужских, содержат несколько хлоропластов и двигаются менее продолжительное время. Гаметы у кутлериевых высвобождаются через отверстие в каждой камере. Слияние их происходит после того, как женская гамета прикрепилась к грунту или другим водорослям. Неоплодотворенные женские гаметы способны к партеногенетическому развитию.

На спорофитах известны только одногнездные спорангии, которые образуются прямо на поверхности слоевища в виде сплошного слоя.

В порядок входит только одно семейство *кутлериевых* (Cutleriaceae), объединяющее 3 рода.

Род *микрозония* (Microzonia) изучен очень слабо, пока известны только диплоидные спорофиты.

Род *занардиния* (Zanardinia) обитает в сублиторали у южных берегов Европы — в Атлантическом океане, в Средиземном и Черном морях. Слоевище имеет вид кожистого диска диаметром до 20 *см*, прикрепленного нижней поверхностью с ризоидами к грунту. Спорофит и гаметофит сходного строения. Гаметангии развиваются на неразветвленных выростах. В спорангиях занардинии образуется только по 4 зооспоры.

Род *кутлерия* (Cutleria) пользуется наибольшей известностью (рис. 129, *3*, *4*). Он служит классическим примером гетероморфной смены форм развития. У гаметофита слоевище однолетнее, вертикальное, вееровидное или кустистое, высотой до 15 *см*. Гаметангии развиваются на разветвленных или простых однорядных выростах. Слоевище спорофита однолетнее или многолетнее, корковидное, диаметром до 10 *см*. В спорангиях образуется от 8 до 32 зооспор. Раньше, до того как был изучен цикл развития кутлерии, ее спорофит считали особым родом.

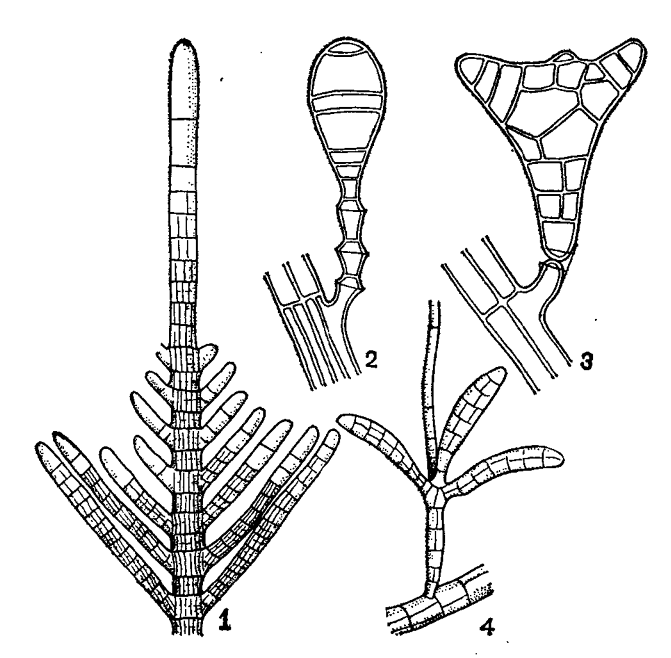


Рис. 131. Сфацелярия (Sphacelaria):

1 — вершина побега; *2—4* — вегетативные почки разных видов сфацелярии.

Развитие спорофитов и гаметофитов у видов рода кутлерия различно в разных частях ареала. У южных берегов Великобритании гаметофиты лучше всего растут летом, а в Средиземном море около Неаполя встречаются в основном с декабря по апрель. В прибрежье Скандинавии и Северной Великобритании спорофиты встречаются часто, в то время как гаметофиты вовсе не известны. В морях СССР единственный вид *кутлерия усыпанная* (C. adspersa) представлен в Черном море только спорофитами. Этот же вид в Средиземном море существует в основном в виде гаметофитов, спорофиты встречаются редко; предполагается, что гаметофиты воспроизводятся посредством партеногенеза. В лабораторных культурах у разных видов наблюдались случаи развития из зооспор спорофитов вместо гаметофитов. При прорастании неоплодотворенных женских гамет бывают случаи развития из них спорофитов и гаметофитов. В то же время на образующихся при этом слоевищах гаплоидных спорофитов в качестве выростов развивались ростки гаметофитов.

Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что гетероморфный цикл развития кутлерии возник из изоморфного. Слоевища спорофитов кутлерии часто имеют в центре короткий вертикальный вырост, который можно рассматривать как остаток неразвивающегося вертикального слоевища. Одновременно нынешнее слоевище спорофита представляет собой видоизмененное и сильно разросшееся основание некогда вертикального слоевища. Интересно отметить, что у спорофитов кутлерии отсутствует трихоталлический рост, его заменяет краевой рост посредством крупных клеток, подобно тому как растет диск, которым прикрепляется слоевище гаметофита.

ПОРЯДОК СФАЦЕЛЯРИЕВЫЕ (SPHACELARIALES)

К этому порядку относятся водоросли с жесткими кустистыми слоевищами высотой от нескольких миллиметров до 30 *см*, ветви у них цилиндрические. В отличие от других бурых водорослей у сфацеляриевых каждая ветвь оканчивается крупной клеткой (рис. 131,*1*). При росте ветви верхушечная клетка удлиняется и делится поперечной перегородкой. Нижняя клетка еще раз делится поперечной перегородкой на две клетки, которые, в свою очередь, делятся продольными перегородками на длинные клетки. В дальнейшем образовавшиеся клетки могут делиться поперечными перегородками и перегородками, расположенными параллельно поверхности ветви. Наиболее активно клетки делятся ближе к поверхности. Диаметр ветви при этом нередко остается таким же, как у верхушечной клетки, а более толстые первичные поперечные перегородки хорошо прослеживаются, поэтому у ветвей заметна членистость. Сформировавшиеся участки ветвей сложены внутри крупными бесцветными клетками. Снаружи расположен один или несколько слоев мелких интенсивно окрашенных клеток, содержащих много хлоропластов и физод.

В толщину слоевища сфацеляриевых растут двумя способами: 1) путем активного роста и деления коровых клеток — так образуется вторичная кора; 2) отдельные клетки коры дают тонкие нити (ризоиды), которые, разрастаясь, оплетают родительскую ветвь толстым слоем, при этом образуется ризоидальная кора.

У сфацеляриевых встречаются волоски, которые развиваются по одному из чечевицеобразной клетки, отделяющейся на конце верхушечной клетки. При дальнейшем росте верхушечной клетки волосок смещается на ее боковую поверхность.

Для слоевища сфацеляриевых характерно основание в виде корковидной пластинки из нескольких слоев клеток. Наряду с этим могут существовать с т о л о н ы — нити из нескольких рядов клеток, стелющиеся по грунту. Столоны производят новые корковидные пластинки, на которых вырастают новые вертикальные побеги.

Сфацеляриевые размножаются вегетативным, бесполым и половым способами. Вегетативное

размножение происходит посредством столонов, но при этом водоросль продвигается на короткое расстояние. Для распространения на большое расстояние у видов рода *сфацелярия* (Sphacelaria) имеются специальные вегетативные почки, отделяющиеся от ветвей (рис. 131, *2—4*).

У сфацеляриевых существует изоморфная смена форм развития. Диплоидные спорофиты могут нести многогнездные и одногнездные спорангии. Зооспоры из многогнездных спорангиев возобновляют диплоидные растения. Мейоз происходит в одногнездных спорангиях, и гаплоидные зооспоры дают гаметоспорофиты, на которых развиваются только многогнездные вместилища. Образующиеся в них зооиды могут прорастать в растения материнского типа или функционировать как гаметы. У сфацеляриевых гаметы, как правило, одинаковые по размерам, но имеют физиологические различия. Мужские гаметы дольше сохраняют подвижность. Слияние гамет наступает после того, как женская гамета становится неподвижной. В тех случаях, когда сливаются подвижные гаметы, зигота может сохранять подвижность в течение нескольких часов. Значительно реже, чем изогамия, у сфацеляриевых наблюдается гетерогамия; при этом образуются многогнездные гаметангии, различающиеся размерами камер. У сфацеляриевых известно несколько случаев оогамии.

Сфацеляриевые поселяются на камнях и других водорослях. Иногда они сплошным покровом обрастают стволы многолетних водорослей, особенно если у них шероховатая поверхность. Среди сфацеляриевых имеются эндофитные виды, у которых от корковидного основания отходят выросты, внедряющиеся далеко внутрь слоевища водоросли-хозяина. Некоторые эндофитные виды имеют редуцированные (недоразвитые) вертикальные побеги, иногда они совсем не развиваются.

Большинство сфацеляриевых, по-видимому, однолетние, но многослойные корковидные основания могут быть многолетними и каждый год производить новые вертикальные побеги.

Порядок содержит одно семейство *сфацеляриевых* (Sphacelariaceae). Наиболее обычны в морях виды четырех родов.

Род *сфацелярия* (Sphacelaria) встречается во всех морях. Слоевище у его представителей небольшое, высотой до 4 *см*, неправильно разветвленное; членистость выражена на большом протяжении ветвей, иногда в их основании развиваются вторичная кора и ризоидальная кора. При вегетативном размножении образуются вегетативные почки, имеющие вид короткой ветви с тремя длинными или короткими лучами на вершине (рис. 131, *2—4*).

Род *хетоптерис* (Chaetopteris) объединяет виды со слоевищем высотой 3—10 *см* и более; их ветви напоминают птичье перо благодаря коротким веточкам, расположенным в одной плоскости. Все слоевище, за исключением молодых участков ветвей, покрыто вторичной корой, поэтому членистость не выражена. Из видов этого рода наиболее известен *хетоптерис перистый* (C. plumosa), который растет в морях Атлантического и Тихого океанов к северу от 50° с. ш., а также в Арктике.

Род *стипокаулон* (Stypocaulon) встречается в нижней части литорали и в сублиторали в умеренных и субтропических морях северного и южного полушарий. Высота слоевища у этих водорослей достигает 15 *см*, оно имеет вид крупных пучков грубых разветвленных нитей. Нижние части ветвей покрыты ризоидальной корой. В морях СССР растет *стипокаулон метловидный* (S. scoparium).

Род *кладостефус* (Cladostephus) характеризуется слоевищами высотой до 20 *см*, с ветвями, покрытыми мутовками коротких, серповидно-изогнутых веточек длиной 1—2 *мм*. Наиболее широко распространен *кладостефус мутовчатый* (C. verticillatus). Он встречается в Черном и Средиземном морях, у атлантических берегов Европы и США, около Азорских островов, у берегов Австралии и Новой Зеландии.

ПОРЯДОК ДИКТИОТОВЫЕ (DICTYOTALES)

Представители этого порядка обладают крупными, высотой 5—50 *см*, пластинчатыми, цельми, или рассеченными на лопасти, или вильчато-разветвленными в одной плоскости слоевищами. Под микроскопом с поверхности видны продольные ряды клеток. На продольных и поперечных срезах тоже прослеживаются ряды клеток, идущие параллельно и перпендикулярно поверхности. Такое правильное расположение клеток связано с тем, что рост диктиотовых происходит за счет деления в определенных плоскостях специальных крупных клеток, находящихся или по одной на вершине ветви, как, например, у *диктиоты* (рис. 132, *1*, *2*), или в виде одного ряда по верхнему краю, если слоевище пластинчатое.

Органы размножения диктиотовых устроены иначе, чем у других бурых водорослей. Для бесполого размножения служат тетраспорангии, в которых образуется по 4 крупных споры (тетраспоры), только у зонарии их всегда бывает 8. Тетраспорангии диктиотовых подобны одногнездным спорангиям других бурых водорослей, и в них образование спор сопровождается мейозом. Они располагаются на поверхности слоевища группами (с о р у -

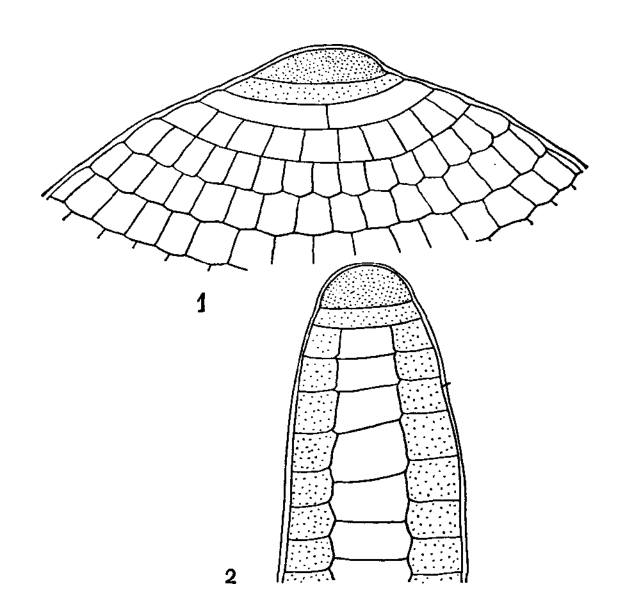


Рис. 132. Вершина ветви диктиоты дихотомической (Dictyota dichotoma):

1 — вид с поверхности, *2* — продольный разрез.

с а м и), только у зонарии между тетраспорангиями развиваются парафизы, состоящие из трех-четырех клеток (рис. 133, *1*).

У диктиотовых у слоевищ одного и того же вида нередко наблюдаются случаи деления содержимого тетраспорангиев не на четыре части, а на две или оно совсем не делится; в результате образуются более крупные споры. Иногда неподелившиеся тетраспорангии прорастают в новые слоевища прямо на материнском растении. Когда у проростков образуются ризоиды, они отделяются от материнского растения.

Гаметангии — оогонии и антеридии — у диктиотовых тоже образуются на поверхности слоевища плотными группами (рис. 133, *2*, *3*). В оогониях развивается по одной яйцеклетке. Неоплодотворенные яйцеклетки способны прорастать партеногенетически, однако образующийся при этом проросток вскоре погибает. Антеридии делятся горизонтальными и вертикальными перегородками на 150—1500 камер, в каждой из которых появляется по одному антерозоиду. Строение антерозоидов изучали у *диктиоты дихотомической* (Dictyota dichotoma). Оказалось, что, в отличие от гамет и зооспор других бурых водорослей, они имеют по одному жгутику.

Слоевища гаметофитов и спорофитов у диктиотовых имеют одинаковое строение. Пол слоевища определяется во время мейоза при делении ядер в тетраспорангиях; образуется равное число тетраспор, дающих мужские и женские слоевища.

В порядок входит только одно семейство *диктиотовых* (Dictyotaceae), объединяющее свыше двадцати родов, большинство из которых растет в тропических и субтропических морях. В СССР диктиотовые встречаются в Черном море (виды родов диктиота, дилофус и падина) и в Японском море — в заливе Петра Великого (диктиота, диктиоптерис).

Род *диктиота* (Dictyota) характеризуется вильчато-разветвленным слоевищем с плоскими, обычно расположенными в одной плоскости ветвями без продольного ребра (рис. 129, *5*). Органом прикрепления служит цилиндрический ризом — стелющийся побег с ризоидами. Вершина каждой ветви оканчивается одной крупной клеткой (рис. 132, *1*, *2*). Внутри ветвей находится один слой крупных бесцветных клеток, окруженный снаружи корой из одного слоя мелких интенсивно окрашенных клеток.

Наиболее широко распространена диктиота дихотомическая. Ее слоевища образуют большие дерновинки высотой до 20 *см*, ширина ветвей достигает 4—8 *мм*. Диктиота дихотомическая интересна четкими периодами в образовании и созревании гаметангиев. У берегов Англии гаметангии начинают развиваться в период квадратурных приливов, а окончательное созревание и выход гамет происходит в течение нескольких приливов, следующих после самого высокого сизигийного прилива. При этом гаметы созревают каждые две недели. Такая периодичность в размножении и связь его с лунным ритмом сохранялась при выдерживании слоевищ в лаборатории в течение нескольких месяцев. У Атлантического побережья Северной Америки созревание гамет происходит с интервалом в один месяц. Развитие гамет начинается за день до сизигийного прилива в полнолуние или на следующий день, гаметы созревают 6 или 8 дней спустя. В заливе Петра Великого (Японское море) обычно чаще встречаются растения с тетраспорангиями, которые иногда все превращаются в проростки на материнских растениях, и ветви последних становятся лохматыми, так как проростки, прежде чем отделиться, вырастают высотой в несколько миллиметров. Диктиота дихотомическая растет в верхней сублиторали в местах с движением воды.

Род *дилофус* (Dilophus) сходен с диктиотой, только у его представителей внутри ветвей имеется не один, а два и более слоев бесцветных клеток.

Род *диктиоптерис* (Dictyopteris), подобно диктиоте, характеризуется вильчато-разветвленным слоевищем с плоскими ветвями, но ветви более широкие (до 2 *см* и более) и обязательно с продольным ребром, идущим от вер-

шины до основания. Из-за широких ветвей и продольного ребра слоевища диктиоптериса напоминают фукус, но у диктиоптериса ветви менее толстые и имеют иное строение. Вершина каждой ветви у диктиоптериса, в отличие от диктиоты, несет несколько крупных клеток, расположенных в ряд.

В СССР в заливе Петра Великого (Японское море) встречается *диктиоптерис растопыренный* (D. divaricata). Он произрастает с июня по ноябрь на камнях на глубине 0,3—2 *м*.

Род *падина* (Padina) включает виды с плоским, вееровидным слоевищем, целым или с несколькими вертикальными разрывами. На поверхности хорошо выражены концентрические полосы, соответствующие рядам волосков. Внутри слоевище образовано тремя-четырьмя слоями бесцветных клеток, окруженных снаружи одним рядом мелких интенсивно окрашенных клеток. Верхний край слоевища закручен внутрь и несет один ряд активно делящихся клеток.

Одна сторона слоевища выглядит белесой из-за отложения тонкого слоя извести.

Наиболее широко известна *падина павлинья* (P. pavonia). Она распространена у берегов Южной Европы и у атлантических берегов Центральной Америки. В СССР этот вид растет в Черном море (Крым, Кавказ), где встречается от уреза воды до глубины 5 *м* (табл. 17, вверху; рис. 129, *б*).

ПОРЯДОК СПОРОХНОВЫЕ (SPOROCHNALES)

Представителям этого порядка свойственна регулярная гетероморфная смена форм развития. Спорофиты у них крупные, высотой до 0,5 *м*, разветвленные, с цилиндрическими или уплощенными ветвями, на вершинах их расположены пучки волосков (рис. 134). Рост слоевища и отдельных ветвей осуществляется посредством слоя клеток, находящихся на вершине в основании группы многоклеточных волосков с интеркалярной зоной роста (рис. 135, *1*). В отличие от кутлериевых волоски у спорохновых не принимают участия в росте слоевища. У сильно разветвленных представителей пучки волосков играют существенную роль в фотосинтезировании органических веществ. Поэтому у видов родов *карпомитра* и *спорохнус* спорангии располагаются вблизи вершин ветвей.

Крайне своеобразно у спорохновых происходит развитие слоевища спорофита. Новое растение начинает расти на гаметофите в виде вертикальной однорядной нити, снизу у нее появляются ризоиды для прикрепления к грунту. В дальнейшем клетки нити видоизменяются,

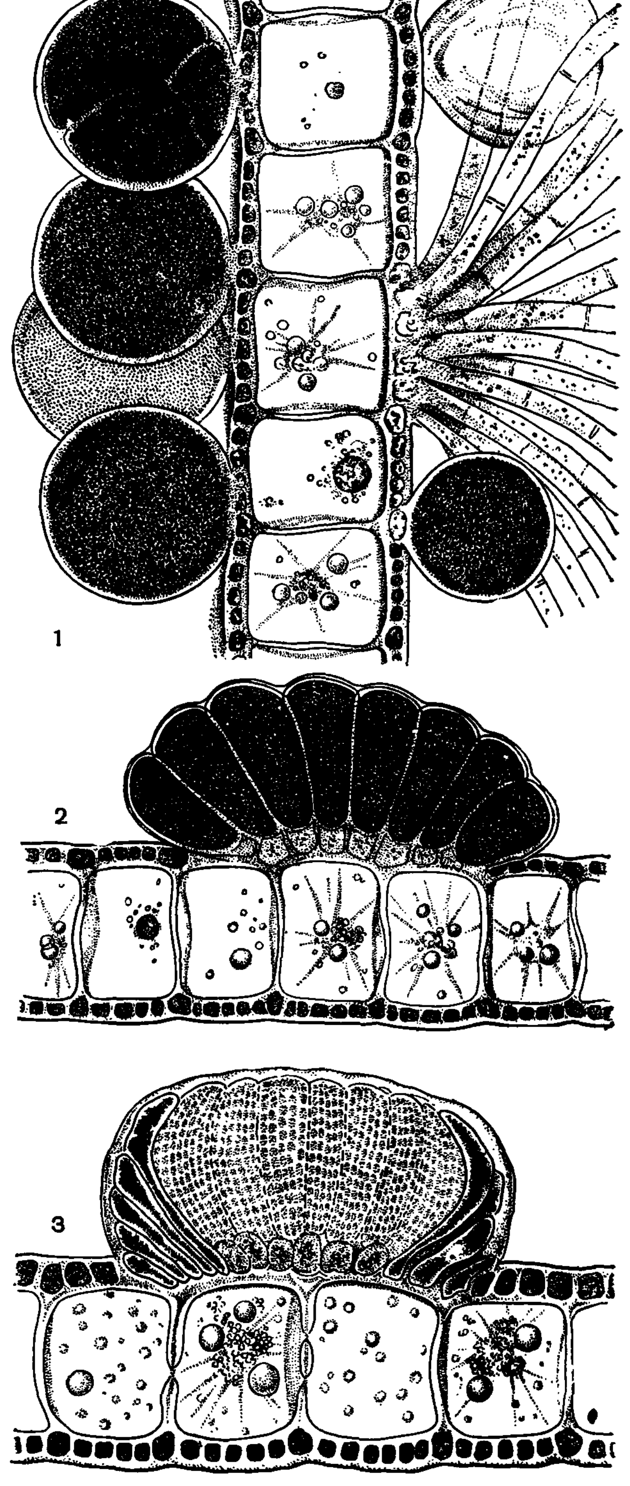


Рис. 133. Продольный разрез слоевища диктиоты (Dictyota):

1 — с тетраспорангиями; *2* — с женскими гаметангиями, *3* — с мужскими гаметангиями.

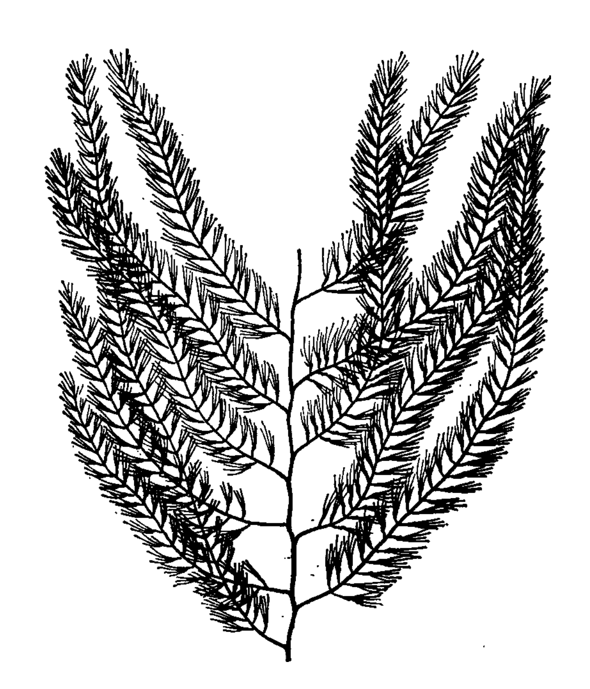


Рис. 134. Спорохнус (Sporochnus).

образуя из верхней части волосок с зоной роста и плоскую меристематическую (способную к активным делениям) клетку. Меристематическая клетка делится в продольном направлении в различных плоскостях и образует меристематическую пластинку. Клетки ее дают выросты вверх, которые преобразуются в многоклеточные волоски с зоной роста в основании,

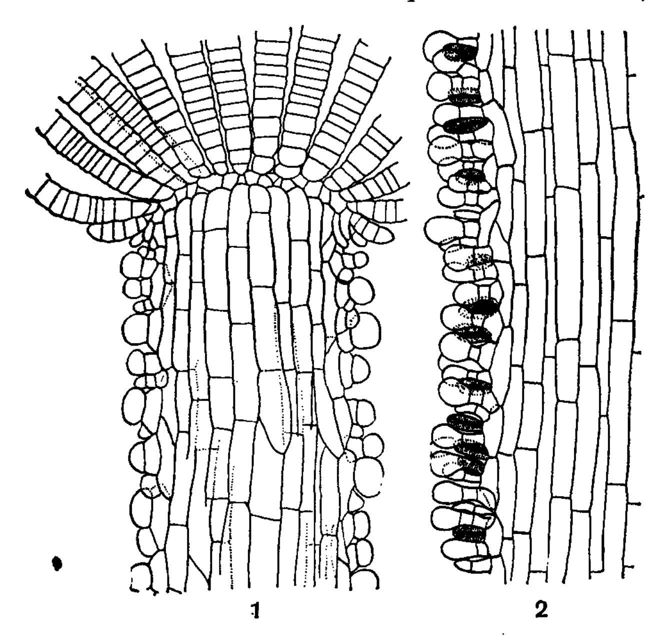


Рис. 135. Нерейя нитевидная (Nereia filiformis): продольные разрезы вершины (*1*) и коры со спорангиями (*2*).

и выросты вниз, превращающиеся в многоклеточные нити, обрастающие первичную нить проростка (рис. 136). Нити, идущие от меристематической зоны вниз, срастаясь, слагают слоевище спорофита. Рост ветвей слоевища в толщину идет за счет расширения меристематической пластинки и продольного деления клеток нитей. Клетки центральной части слоевища крупные и бесцветные, в наружной части они мельче и интенсивно окрашены из-за большого количества дисковидных хлоропластов и физод. У большинства спорохновых коровой слой плотный, у нерейи он состоит из двухклеточных нитей.

Ветвление слоевища спорохновых происходит посредством прекращения деления клеток в меристематической пластинке на определенном участке; при этом возникают две меристематические пластинки, ведущие к росту двух ветвей.

На слоевищах спорофитов развиваются только одногнездные спорангии, которые образуются на простых или разветвленных однорядных веточках или в основании двух-трехклеточных парафиз (рис. 135, *2*). Спорангии располагаются группами по поверхности всего слоевища или в определенных местах, особенно у вершин ветвей, в таких случаях у последних образуются вздутия. Зооспоры имеют глазок и один хлоропласт.

Гаметофиты у спорохновых микроскопические, образованные однорядными разветвленными стелющимися нитями. Их клетки содержат по одному постенному хлоропласту с лопастями, в отличие от нескольких дисковидных хлоропластов, имеющихся в клетках спорофита. Гаметофиты обоеполые или раздельнополые. Одноклеточные или двухклеточные антеридии имеют вид мелких клеток, появляющихся на поверхности вегетативных. В каждой клетке антеридия образуется по одному антерозоиду, выходящему через отдельное отверстие. Женские гаметангии представляют собой крупные расширенные клетки на концах боковых нитей. Эти клетки развиваются в спорофиты, не отделяясь от гаметофита; при этом они делятся поперечными перегородками и вытягиваются в вертикальную нить, единственный хлоропласт дробится на множество дисковидных.

Цикл развития спорохновых не вполне ясен, так как процесса оплодотворения у них не наблюдали.

В порядок входит только одно семейство *спорохновых* (Sporochnaceae), объединяющее несколько родов. Спорохновые растут главным образом в сублиторали и на значительной глубине. Большинство их представителей распространено в южном полушарии. Предполагают,

что часть видов попала в северное полушарие, участвуя в обрастании судов и перемещаясь с ними.

Род *нерейя* (Nereia) представляет семейство спорохновых в морях СССР. У нас встречается только один вид этого рода — *нерейя нитевидная* (N. filiformis), слоевища спорофитов которой летом растут у берегов Крыма и Кавказа на глубине 7—18 *м*. Они достигают в высоту 25 *см*, беспорядочно или перисто разветвлены, ветви у них цилиндрические толщиной 1—2 *мм* с пучками окрашенных волосков длиной 3—15 *мм* на вершинах. Помимо Черного моря, перейя нитевидная распространена в Средиземном море и у Канарских островов в Атлантическом океане.

Род *карпомитра* (Carpomitra) заметно отличается от большинства спорохновых, обладающих цилиндрическими ветвями. C. costata, которая растет у западных берегов Европы и у Тихоокеанского побережья Северной Америки, имеет неправильно дихотомически-разветвленные слоевища и плоские ветви с продольным ребром.

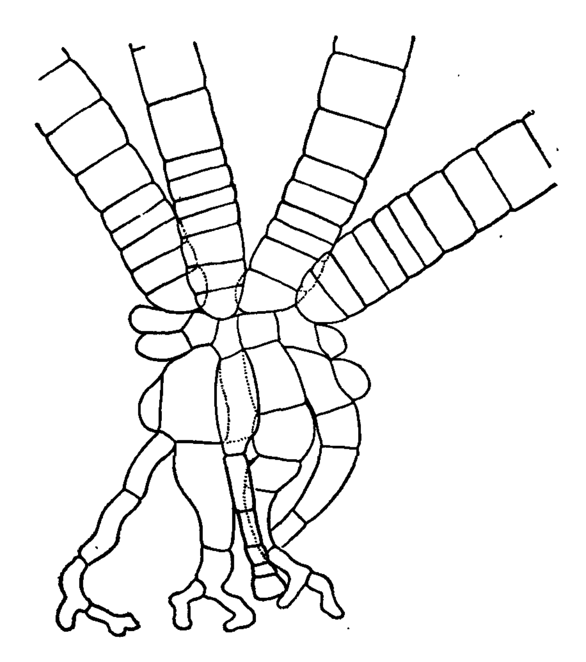


Рис. 136. Проросток слоевища спорофита нерейи нитевидной (Nereia filiformis).

ПОРЯДОК ДЕСМАРЕСТИЕВЫЕ (DESMARESTIALES)

К десмарестиевым относятся бурые водоросли с регулярной гетероморфной сменой форм развития. Спорофиты — крупные растения высотой 0,5—4 *м*, разветвленные, с плоскими или почти цилиндрическими ветвями или пластинчатые (рис. 137). У плоских ветвей выражено продольное ребро, а у пластинчатых слоевищ наблюдаются ветвящиеся жилки. По краям ветвей у десмарестиевых попеременно расположены короткие шипики, направленные под углом вверх, весной они несут пучок желтых или бурых волосков.

Главная особенность десмарестиевых заключается в анатомическом строении слоевища спорофита и его развитии. На поперечном срезе среди других клеток в центре слоевища заметна крупная клетка (рис. 138, *2*). На продольном срезе видно, что она относится к продольному ряду крупных клеток, именуемому осевой нитью. Поперечные перегородки осевой нити имеют по 4—5 групп мелких пор. Присутствие осевой нити в центре слоевища связано с особенностями его развития.

Слоевище спорофита десмарестиевых начинает развиваться из зиготы как однорядная вертикальная нить. В верхней части ее могут появляться супротивные однорядные ветви. Со временем на некотором удалении от вершины возникает зона роста, которая отчленяет клетки вверх для компенсации разрушения и отмирания конечных клеток верхушечного волоска и вниз. За счет клеток, отчленяемых книзу, происходит рост осевой нити слоевища. Периодически некоторые клетки осевой нити дают однорядные выросты, направленные под углом вверх. Эти выросты превращаются в боковые ветви ограниченного роста. Клетки, входящие в их осевую нить, дают выросты, превращающиеся в клеточные нити, которые обрастают осевую нить слоевища (рис. 138, *1*). Клетки таких нитей делятся в разных плоскостях. В результате получается слоевище псевдопаренхиматического строения с осевой нитью в центре. Боковые ветви ограниченного роста сохраняются в виде упомянутых выше шипиков, заметных по краям слоевища.

На слоевище спорофита развиваются одногнездные спорангии, в которых при образовании зооспор происходит редукционное деление. Зооспоры десмарестиевых имеют по одному хлоропласту и глазок. У разных представителей десмарестиевых спорангии возникают различно.

Гаметофиты у десмарестиевых микроскопические, состоящие из однорядных стелющихся нитей. Половой процесс — оогамия.

Десмарестиевые широко распространены во внетропических морях северного и южного полушарий. Иногда вместе с ламинариевыми или фукусовыми они преобладают в сублиторали над другими водорослями. Развиваясь в массе, десмарестиевые становятся сильными конкурентами промысловых видов ламинариевых водорослей.

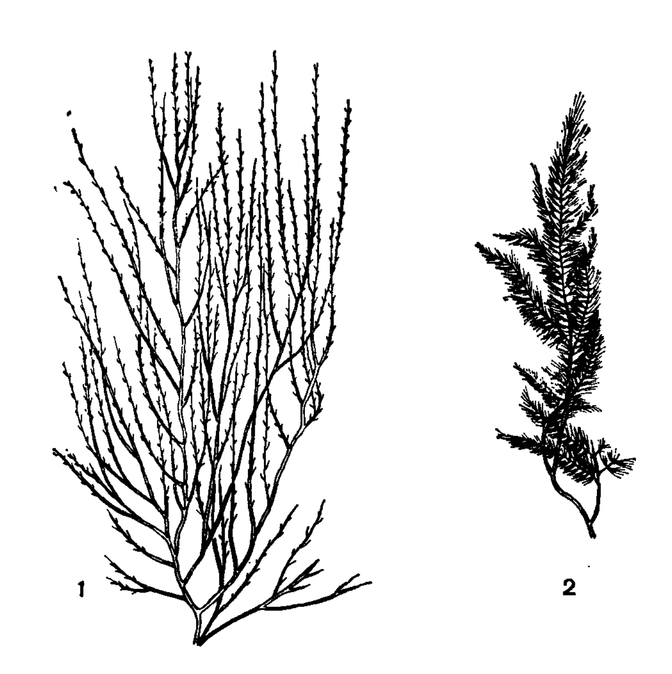


Рис. 137. Слоевища десмарестии шиповатой (Desmarestia aculeata): *1* — летнее; *2* — зимнее.

Известно три рода десмарестиевых, из них один — *фэурус* (Phaeurus) растет только в водах Антарктики. Остальные два рода распространены более широко. Из-за больших различий в образовании органов размножения

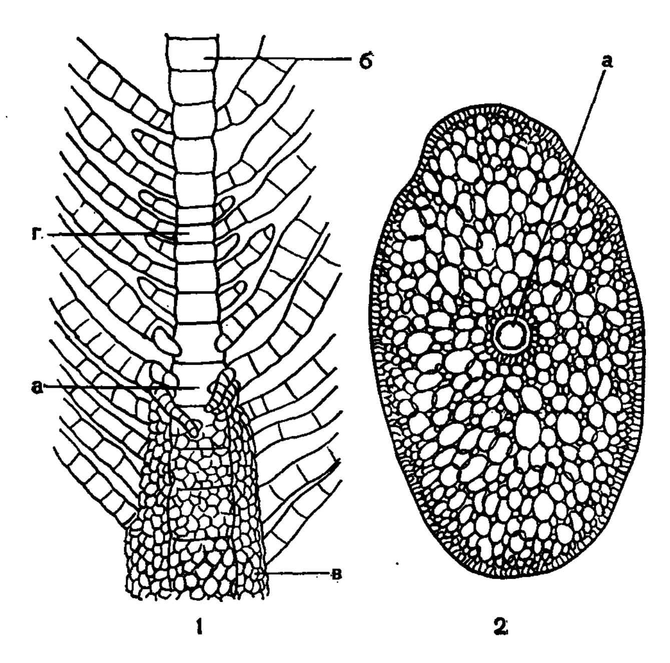


Рис. 138. Десмарестия шиповатая (Desmarestia aculeata):

1 — растущая вершина: *а* — осевая нить, *б* — верхушечный волосок, *в* — коровые клетки, *г* — зона роста; *2* — поперечный разрез слоевища: *а* — осевая нить.

на спорофитах их относят к разным семействам.

К семейству *десмарестиевых* (Desmarestiaceae) относится только один род *десмарестия* (Desmarestia). Он имеет то же распространение, что и порядок, но отсутствует в Черном море и крайне редок в Средиземном. У этих водорослей слоевище кустистое или пластинчатое, высотой до 2—4 *м*. На концах шипиков весной торчат пучки волосков, опадающие летом (рис. 137, *1*, *2*). Спорангии образуются из поверхностных клеток слоевища и внешне мало отличаются от вегетативных клеток. Гаметофиты раздельнополые. Мужские гаметофиты сильнее разветвлены и имеют больше клеток, чем женские. В антеридиях образуется по одному антерозоиду. Оогонии содержат по одной яйцеклетке, которая при созревании выходит наружу и остается прикрепленной к краям отверстия. В таком положении обычно происходит оплодотворение и последующее развитие спорофита. В морях СССР наиболее часто можно встретить десмарестию шиповатую, десмарестию зеленеющую и десмарестию язычковую.

Десмарестия шиповатая (D. aculeata) имеет темно-бурое многолетнее слоевище высотой до 2 *м* с жесткими прутовидными слегка уплощенными ветвями шириной 1—2 *мм*. Растет в основном в сублиторали, иногда мелкие слоевища встречаются в лужах нижнего горизонта литорали. Северная граница распространения десмарестии колючей проходит в Карском море и у Канадского арктического архипелага, южная граница — у 30—40° с. ш. в Атлантическом и Тихом океанах.

Десмарестия зеленеющая (D. viridis) отличается желто-бурым слоевищем, ветвящимся супротивно, и цилиндрическими ветвями. Если достать слоевище десмарестии зеленеющей из моря и оставить на воздухе или поместить в сосуд с ограниченным объемом воды, то оно начинает зеленеть и распадаться на части; водоросли, лежащие при этом рядом с ней, сначала зеленеют, затем бледнеют и разрушаются. Поэтому при коллекционировании морских водорослей десмарестию зеленеющую необходимо держать отдельно от других водорослей. Высушивать образцы десмарестии зеленеющей в расправленном состоянии необходимо как можно быстрее (особенно при высокой температуре воздуха летом), используя для обезвоживания слоевищ бумагу. Предполагают, что позеленение и разрушение слоевищ десмарестии зеленеющей происходит в результате высвобождения серной кислоты и разрушения ею сначала пигментов, а затем и оболочек клеток.

Десмарестия зеленеющая растет в сублиторали и в «ваннах» нижнего горизонта литорали умеренных и холодных морей северного полу-

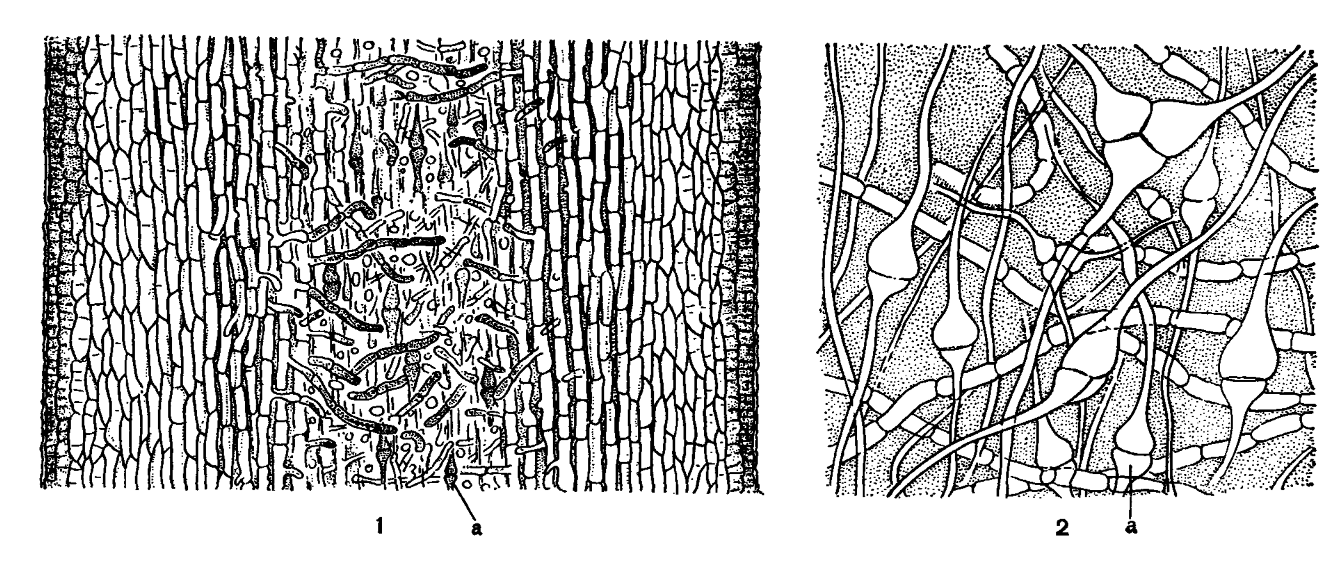


Рис. 139. Продольный разрез молодого слоевища ламинарии (Laminaria):
1 — при малом увеличении; *2* — при большом увеличении: *а* — трубчатые нити.

шария. В Белом море она встречается все лето, в заливе Петра Великого (Японское море) ее слоевища разрушаются в конце июня — в июле. В наибольших количествах десмарестия зеленеющая растет в местах с ослабленным движением воды.

Подобно десмарестии зеленеющей, способна изменять окраску на воздухе и разрушаться *десмарестия язычковая* (D. ligulata), имеющая плоские ветви шириной 5—6 *мм* с ребром. Она распространена в Атлантическом океане у берегов Средней и Южной Европы и в Тихом океане у берегов Северной Японии, южных Курильских островов и южных берегов Сахалина.

К семейству *артрокладиевых* (Arthrocladiaceae) относится один монотипичный род *артрокладия* (Arthrocladia). Единственный вид рода — *артрокладия мохнатая* (A. villosa) — растет в Черном море и в других субтропических и умеренных морях северной половины Атлантического океана. Слоевище у артрокладии достигает в высоту 40 *см*, с цилиндрическими ветвями, несущими мутовки простых или разветвленных однорядных нитей. Спорангии развиваются в виде однорядных цепочек на однорядных клеточных нитях. Зооспоры прорастают в микроскопические стелющиеся однорядные нити, на которых встречаются образования, напоминающие оогонии и антеридии; тем не менее половое размножение до сих пор неизвестно.

В лабораторных условиях наблюдалось непосредственное развитие макроскопического слоевища из стелющихся нитей.

ПОРЯДОК ЛАМИНАРИЕВЫЕ (LAMINARIALES)

Ламинариевые имеют гетероморфный цикл развития с обязательным чередованием спорофитов и гаметофитов.

Зрелые спорофиты — крупные растения высотой 0,5—6 *м*, для отдельных видов обычны размеры в 20 *м*. Самые крупные ламинариевые достигают 50 *м*. Слоевище ламинариевых имеет одну или несколько пластин, расположенных на простом или разветвленном стволе. Слоевище прикрепляется к грунту диском или разветвленными ризоидами. Внутри пластины и ствола можно различить меристодерму и кору, состоящие из окрашенных клеток, промежуточный слой из крупных бесцветных клеток и сердцевину. У одних ламинариевых (подпорядок *филлариевые*) сердцевина состоит из плотно сомкнутых рядов цилиндрических неширoких клеток с оболочками обычной толщины и рядов широких клеток с толстыми боковыми стенками. Сердцевина других ламинариевых (подпорядок *ламинариевые*) образована неплотно расположенными клеточными нитями: одни из них идут поперек слоевища от клеток промежуточного слоя; другие ориентированы по длинной оси слоевища, причем клетки последних очень длинные и узкие и только у поперечных перегородок они воронкообразно расширяются (рис. 139, *1*, *2*). Эти нити называют трубчатыми нитями, а их поперечные перегородки — ситовидными пластинами, так как в них находятся поры. В краевой части сердцевины крупных ламинариевых, таких, как *макроцистис* и *нереоцистис*, среди тонких нитей рас-

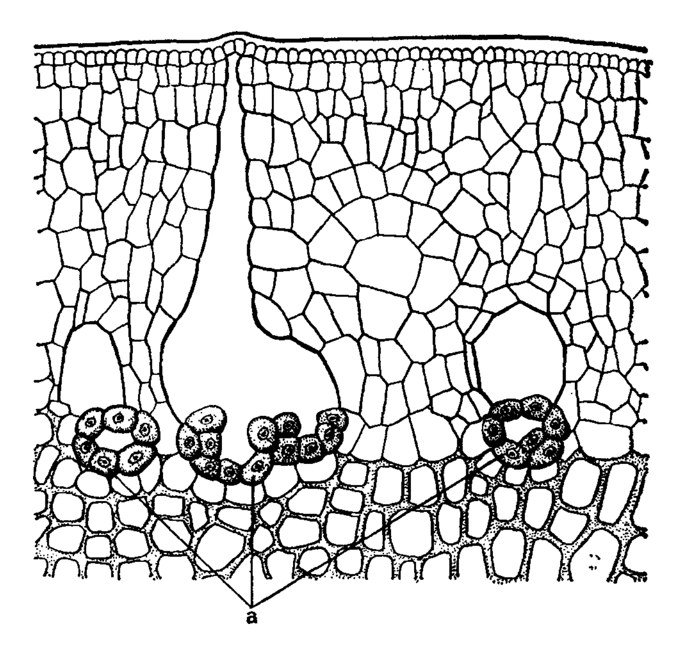


Рис. 140. Слизистые каналы ламинарии северной (Laminaria hyperborea): *а* — секреторные клетки.

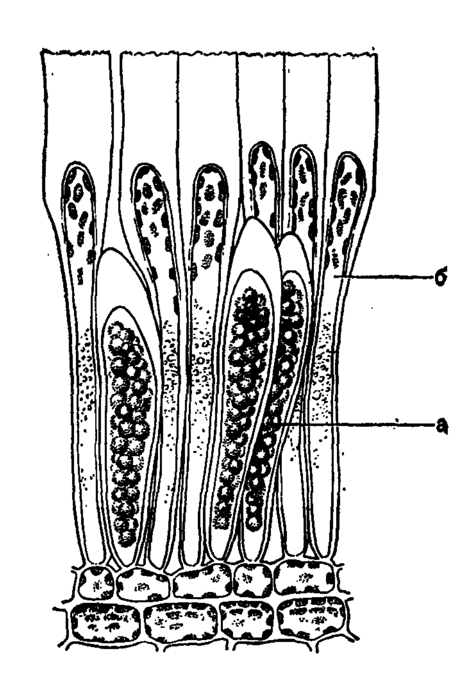


Рис. 141. Спорангии (*а*) и парафизы (*б*) ламинариевых водорослей.

полагаются ситовидные трубки. Они выделяются клетками большого диаметра по всей длине, их поперечными перегородками служат ситовидные пластины. В коре или промежуточном слое многих ламинариевых расположены слизистые каналы, образующие в слоевище сеть, петли которой вытянуты по его продольной оси. В некоторых участках слизистых каналов, особенно в местах их ветвления, располагаются группы секреторных клеток (рис. 140), содержащих большое количество диктиосом. Роль секреторных клеток и слизистых каналов ламинариевых пока не ясна; видимо, они выполняют какую-то физиологическую функцию. Количество их в слоевищах одного вида изменяется в зависимости от условий произрастания, и иногда они могут совершенно не развиваться.

Для представителей семейства *алариевых* характерно присутствие в поверхностном слое пластин крупных клеток, называемых гландулярными; они наполнены фукозаном. В молодых частях слоевища эти клетки желтые, в старых частях они темно-бурые или черные.

Рост слоевищ спорофитов осуществляется посредством интеркалярной зоны роста. Она занимает основание пластины и вершину ствола. Если ствол разветвленный и имеется несколько пластинок, то интеркалярная зона роста находится в основании каждой пластины. Интеркалярная зона роста не отграничена резко от остальной части слоевища. Деление клеток и соответственно рост наблюдается и за ее пределами.

Наряду с процессами роста в пластинах спорофита ламинариевых происходят процессы разрушения верхнего конца. Нанося на пластину через определенные расстояния отверстия и измеряя, как эти расстояния увеличиваются со временем, установили, что за время роста пластина обновляется по длине 1—5 раз, а по массе до 20 раз. Слоевища ламинариевых обладают наибольшей скоростью роста, достигающей более 10 *см* в сутки. У *нереоцистиса Лютке* наблюдалось удлинение ствола на 13,5 *см* в сутки, не считая роста пластин. Особенно быстро слоевища ламинариевых растут в конце зимы и весной, когда температура воды нередко держится около 0°C. В период бурного роста пластина содержит много воды и поэтому, если смять ее рукой, легко трескается. С повышением температуры воды скорость роста замедляется и усиливаются процессы синтеза и накопления органических веществ. Пластины становятся толще, темнее и перестают трескаться при сминании. Наиболее интенсивно накопление органических веществ происходит в основании пластины. В то же время наибольшая скорость фотосинтеза отмечается в верхней ее части. Наличие сердцевины с хорошо развитыми проводящими элементами обеспечивает транспортировку веществ в пределах слоевища.

Большинство ламинариевых — многолетние растения. Ежегодно после завершения выхода

спор пластинчатая часть слоевища целиком разрушается. Этот процесс начинается с вершины. Тогда же или несколько позднее в интеркалярной зоне роста начинается интенсивное деление клеток и происходит закладка новой пластины. Она появляется между стволом и старой пластиной. У одних ламинариевых между двумя пластинами хорошо выражен пережим, у других он отсутствует. Обычно новая пластина шире старой. По мере роста новой пластины старая отодвигается все дальше вверх, иногда ее остатки могут долго сохраняться на вершине. При низкой температуре воды разрушение старой пластины происходит медленно. В Арктике у *ламинарии копытной* (Laminaria solidungula) на вершине новой пластины можно наблюдать цепочку из трех-четырех старых пластин. Как свидетельство многолетнего роста некоторых ламинариевых, в их стволах заметны кольца. Лучше всего они выражены в самом низу — в наиболее старой части ствола.

Спорофиты всех ламинариевых образуют органы бесполого размножения одного типа — одноклеточные одногнездные спорангии, которые развиваются на поверхности слоевища среди одноклеточных булавовидных парафиз, содержащих в верхнем, расширенном конце хлоропласты и физоды (рис. 141). Лишь когда парафизы достигнут почти полного развития, начинают расти спорангии. У всех ламинариевых они имеют сходную форму — эллиптическую или цилиндрическую. Число зооспор в спорангиях колеблется в зависимости от вида и отчасти от внешних условий от 16 до 128. Образование зооспор сопровождается мейозом. При развитии спорангиев на пластинчатых частях слоевища появляются большие по площади пятна (или одно пятно), слегка (на доли миллиметра) поднимающиеся над поверхностью и незначительно выделяющиеся окраской. После созревания и выхода зооспор происходит разрушение спороносных участков пластин, на их месте образуются отверстия, а вскоре разрушается и вся пластина. Массовое развитие спорангиев у ламинариевых начинается в конце лета — начале осени. В холодных морях они сохраняются на слоевищах до начала следующего лета. На единичных экземплярах спорангии могут появляться в начале лета, а также в иные времена года.

Зооспоры ламинариевых имеют типичное для подвижных клеток бурых водорослей строение. Они грушевидные, длиной 5—10 *мкм*, с двумя жгутиками, отходящими сбоку. Передний жгутик перистый, задний — бичевидный. Отчетливо видимая оболочка у зооспор отсутствует. Внутри, как правило, содержится по одному хлоропласту. Относительно существования глазка у зооспор ламинариевых имеются противоречивые сведения. При наиболее подходящих температурных условиях зооспоры способны к активному движению в течение двух суток. При высокой температуре (для ламинариевых морей СССР это +20°C и выше) они проявляют активность всего несколько минут или вообще не способны двигаться. Если за время активного движения зооспора не найдет место для прикрепления, она погибает. Направление движения зооспор определяется интенсивностью света. При высокой освещенности зооспоры проявляют отрицательный фототаксис. Встретив твердую поверхность, зооспора прикрепляется передним жгутиком, который сокращается и подтягивает тело зооспоры к субстрату. После этого зооспора теряет жгутики и округляется, у нее появляется ясно видимая оболочка, и зооспора превращается в э м б р и о с п о р у, которая прорастает без периода покоя.

В течение 1—2 суток эмбриоспора дает вырост — п р о р о с т к о в у ю т р у б к у, в которую переходит все содержимое. Направление роста проростковой трубки определяется светом и расстоянием от других эмбриоспор. При небольшом расстоянии между эмбриоспорами их проростковые трубки направлены в разные стороны. Протоплазма, переместившаяся в проростковую трубку, отделяется от опустевшей эмбриоспоры поперечной перегородкой (рис. 142). Так образуется первая клетка гаметофита. Оболочка эмбриоспоры долго сохраняется у гаметофита, часто даже тогда, когда на нем появляется спорофит. Гаметофиты большинства ламинариевых, за редким исключением, раздельнополые и различаются морфологически. Различия между мужскими и женскими гаметофитами заметны уже на стадии первой клетки. У женского гаметофита она короче и шире. В каждом спорангии ламинариевых образуется равное количество спор, дающих мужские и женские гаметофиты. Повышенная температура воды в первую очередь вызывает гибель женских спор.

Гаметофиты ламинариевых многоклеточные, в виде однорядных разветвленных стелющихся нитей; женские гаметофиты могут быть одноклеточными. Мужские гаметофиты сильнее разветвлены и мельче женских, с более мелкими бледно окрашенными клетками. Обычно гаметофиты существуют не более одного — четырех месяцев до созревания гаметангиев. Женские многоклеточные гаметофиты не превышают в диаметре 300 *мкм*. При температуре, слишком высокой для образования гаметангиев, гаметофиты могут жить больше года и достигать в диаметре 1 *см* и более. В экспериментальных условиях гаметофиты ламинариевых способны к вегетативному размножению. Если разре-

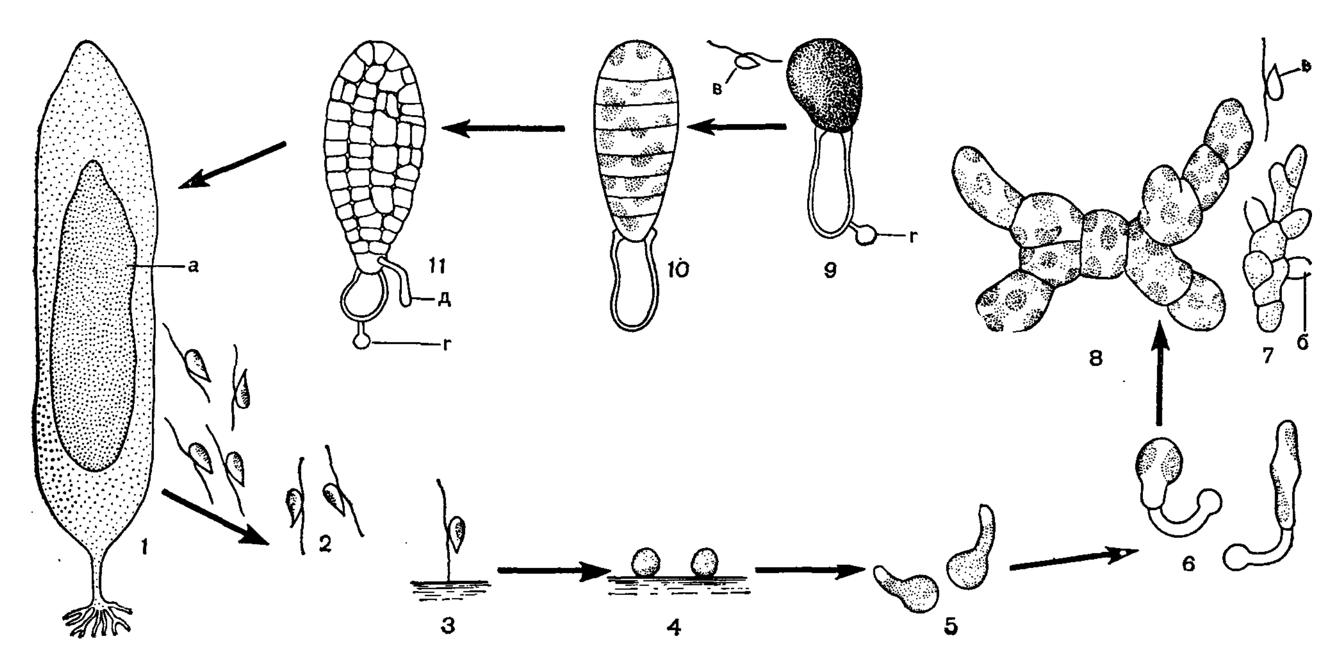


Рис. 142. Цикл развития ламинариевых водорослей:

1 — слоевище со спорами: *а* — пятно спорангиев; *2* — плавающие зооспоры; *3* — зооспора прикрепилась передним жгутиком к грунту; *4* — эмбриоспоры; *5* — эмбриоспоры с проростковой трубкой; *6* — образование первых клеток гаметофитов (слева — женский, справа — мужской); *7* — мужской гаметофит: *б* — антеридий, *в* — антерозоиды; *8* — многоклеточный женский гаметофит; *9* — одноклеточный женский гаметофит после выхода яйцеклеткн из оогония: *г* — оболочка эмбриоспоры; *10—11* — начало развития слоевища спорофита: *д* — первичный ризоид.

зать многоклеточный гаметофит на части, из них вырастут новые гаметофиты. Это используется при всякого рода исследованиях, когда необходим генетически однородный материал. В природных условиях такое размножение едва ли возможно.

Половой процесс у ламинариевых — оогамия. Антеридии имеют вид мелких бесцветных клеток, располагающихся группами или по одной на поверхности вегетативных клеток. В антеридиях образуется по одному антерозоиду. После выхода антерозоидов мужские гаметофиты погибают. У многоклеточных женских гаметофитов в оогонии превращаются большей частью конечные клетки ветвей, иногда и предыдущая клетка. Таким образом, один гаметофит несет несколько оогониев. В случае одноклеточных женских гаметофитов единственная клетка со временем превращается в единственный оогоний. Образование оогониев сопровождается увеличением размеров клеток, содержимое их окрашивается в темно-бурый цвет. В каждом оогонии формируется по одной яйцеклетке. При созревании она выходит через отверстие на вершине оогония, но не отделяется, а остается прикрепленной к краям отверстия. В таком положении происходит ее оплодотворение и рост спорофита. После выхода всех яйцеклеток гаметофит отмирает. Однако оболочки его клеток еще долго сохраняются в основании спорофитов. На месте одного многоклеточного женского гаметофита развивается несколько спорофитов, которые располагаются по его периферии. Женские гаметофиты не предоставляют никаких питательных веществ развивающимся спорофитам, они обеспечивают им только место для прикрепления на грунте. Это имеет важное значение для существования водорослей, поскольку твердые грунты занимают в море небольшую площадь, и в довершении всего их поверхность в значительной мере занята другими водорослями, а также прикрепленными животными. Основная масса зачатков морских донных водорослей (спор и гамет) погибает из-за того, что они не попадают на подходящую поверхность.

Оплодотворенная яйцеклетка, оставаясь прикрепленной к гаметофиту, вырабатывает оболочку и без периода покоя трогается в рост. Вначале образуется однорядная нить примерно из семи клеток, затем наряду с поперечными перегородками появляются продольные и образуется однослойная пластинка. Из нижних клеток пластинки вырастают тонкие ризоиды. По мере роста пластинки в ней увеличивается число слоев клеток, происходит их специализация, появляются ствол и многорядные ризоиды. Если яйцеклетка почему-либо оказывается не прикрепленной к оболочке оогония, то оплодотворение происходит, но развитие спорофита

идет ненормально. Образуется шарообразное скопление клеток, которое существует около месяца и погибает.

В лабораторных условиях удавалось выращивать гаметофиты апоспорически, минуя зооспоры. При содержании стерильных спорофитов в аквариуме в течение трех-четырех месяцев у них отмирали клетки. Несколько клеток оставалось живыми, и они развивались в однорядные разветвленные нити, на которых образовывались оогонии и антеридии. Поскольку клетки спорофитов диплоидные, то и гаметофиты получались диплоидными. Яйцеклетки таких гаметофитов после оплодотворения развивались в тетраплоидные спорофиты. Таким же путем удавалось выращивать гаметофиты из клеток гаплоидных спорофитов, полученных посредством партеногенеза (из неоплодотворенных яйцеклеток) и апогамии (из вегетативных клеток гаметофитов). Партеногенетическому развитию спорофитов предшествует массовая дегенерация яйцеклеток после выхода их из оогониев в условиях отсутствия мужских гаметофитов. В нормальные спорофиты при этом партеногенетически развивались немногие яйцеклетки. Апогамные спорофиты вырастают из конечных клеток зрелых ветвей мужских гаметофитов.

Ламинариевые обычны для холодных вод северного и южного полушарий, где даже в самые теплые месяцы температура воды держится выше +20°С всего лишь в течение двух-трех недель. Причем в северном полушарии растет большее число родов и видов. В последнее время ламинариевые (виды рода *ламинария*) обнаружены в тропических водах около Бразилии и в Филиппинском море, но растут они там на глубине 70—85 *м*, где температура воды ниже, чем у поверхности.

Ламинариевые встречаются по вертикали от поверхности моря до глубины 200 *м* (Laminaria rodriguezii в Средиземном море). В литоральной зоне они растут в основном в нижнем горизонте литорали в тех местах, где во время отлива подвергаются действию брызг, или там, где постоянно преобладают пасмурная погода и высокая влажность воздуха. Так, ламинариевые занимают большие площади на литорали Командорских островов, отличающихся как раз такими погодными условиями.

Таким крупным водорослям, как ламинариевые, нужны условия, при которых обеспечивалось бы интенсивное поступление питательных веществ к слоевищам. Этому соответствуют места с постоянным сильным течением или прибоем. Там, где нет достаточных по силе течений или прибоя, ламинариевые растут в водах, обогащенных питательными веществами (но не до степени загрязнения) за счет разного рода стоков, содержащих много органики, или за счет неглубокого залегания илистых грунтов. Поэтому заросли ламинариевых встречаются у открытых берегов, особенно у мысов, далеко вдающихся в море. Заросли же видов, способных расти в спокойных местах, располагаются по соседству с илистыми грунтами. Это приводит к тому, что ламинариевые можно найти на глубине, в условиях пониженной освещенности, но при наличии ила среди камней, а в том же месте у берега, на меньшей глубине, их нет,— если там отсутствует постоянный прибой, а дно имеет большой уклон, из-за чего органические остатки опускаются глубже. Точно так же заросли ламинариевых легче встретить в местах с мутной водой, подверженной интенсивному движению, чем в местах с прозрачной водой, находящейся в менее активном движении.

Подпорядок филлариевые (Phyllarineae)

Сердцевина у филлариевых плотного строения; она состоит из нитей большого диаметра с толстостенными клетками и из нитей меньшего диаметра с тонкостенными клетками; трубчатые нити, ситовидные трубки и гифы у них отсутствуют. Слизистые каналы неизвестны. К подпорядку относится одно семейство *филлариевых* (Phyllariaceae) с двумя родами: *филлария* (Phyllaria) и *саккориза* (Saccorhiza), распространенными в северной части Атлантического океана. Слоевище филлариевых имеет одну целую или рассеченную на вертикальные лопасти пластину, переходящую в ствол с органами прикрепления при основании. У филларии органами прикрепления служат ризоиды. Молодые слоевища саккоризы прикрепляются к субстрату диском; позднее в основании ствола на некоторой высоте над грунтом образуется диск (*саккориза кожистая* — S. dermatodea) или луковицеобразное расширение (*саккориза многополосная* — S. polyschides), с нижней стороны которых вырастают неразветвленные ризоиды.

В морях СССР растет один вид — саккориза кожистая. Внешне она напоминает ламинарию. Поверхность пластины выглядит бархатистой, так как она покрыта волосками. Слоевище у саккоризы кожистой однолетнее, достигает в длину 1—2 *м*. Спорангии развиваются в октябре—декабре в основании пластины и на стволе. Растет этот вид в верхней сублиторали и изредка в нижней литорали в открытых местах с пологим уклоном дна, а также в полузащищенных местах. Саккориза кожистая встречается у берегов Северной Атлантики от южной части Карского моря до севера Норвегии и у берегов Америки от острова Элсмир до севера штата Массачусетс (США).

Саккориза многополосная растет у берегов Западной Европы. Она интересна тем, что перед развитием спорангиев у нее по бокам ствола вырастает складчатая бахрома, на которой образуются спорангии. Кроме этого, спорангии могут располагаться на луковицеобразном расширении ствола и в нижней части пластины.

Подпорядок ламинариевые (Laminarineae)

Сердцевина неплотного строения с гифами, трубчатыми нитями или с ситовидными трубками. Слизистые каналы имеются или отсутствуют.

Семейство хордовые (Chordaceae)

Слоевище у хордовых однолетнее, шнуровидное, неразветвленное, с полостью, слизистые каналы отсутствуют. К субстрату прикрепляется диском. Зона роста расположена под вершиной. Семейство включает один род *хорда* (Chorda), содержащий всего 2 вида.

Хорда нитевидная (Chorda filum) имеет оливково-желтое слоевище, слабо покрытое волосками, часто бесцветными. Нижняя клетка волосков почти в два раза у́же нижележащей клетки слоевища. Растет в лужах нижнего горизонта литорали и в сублиторали в полуоткрытых и защищенных местах на скалах и заиленном песке на глубине до 15—20 *м*. Хорда нитевидная встречается в северной половине Атлантического и Тихого океанов, южная граница ее распространения совпадает с зимней изотермой воды +12 °С.

Слоевище *хорды пушистой* (C. tomentosa) обычно оливково-зеленого цвета, густо покрыто интенсивно окрашенными волосками. Нижняя клетка волосков слабо отличается по ширине от нижележащей клетки слоевища. Хорда пушистая растет в лужах нижнего горизонта литорали и в верхней сублиторали до глубины 5 *м* в полуоткрытых и защищенных местах. Это растение весенней флоры, южная граница его распространения проходит значительно севернее, чем у хорды нитевидной.

Семейство *ламинариевые* (Laminariaceae)

У представителей этого семейства на вершине ствола расположена одна пластина, реже несколько, на боковых его поверхностях особые пластинки отсутствуют. У многолетних видов пластинка следующего года возникает интеркалярно. Продольные разрывы пластин никогда не возникают интеркалярно на стыке пластины и ствола, разрывы идут от верхнего края вниз.

Род *ламинария* (Laminaria) насчитывает 30 видов, причем только 3 из них растут в южном полушарии: 2 вида у берегов Бразилии на большой глубине (70—80 *м*), 1 вид у южной оконечности Африки. Остальные виды распространены в северном полушарии; больше всего видов ламинарий в Тихом океане. Пластина у этих водорослей ровная или морщинистая, без волосков, целая или рассеченная, без отверстий, иногда с двумя продольными рядами вмятин и выпуклостей или с двумя продольными складками. Органами прикрепления служат диск, ризоиды или ризом (стелющийся побег с ризоидами). Наибольшее промысловое значение имеют ламинария сахаристая, ламинария пальчатая, ламинария северная, ламинария японская, ламинария узкая.

У *ламинарии сахаристой* (L. saccharina) нерассеченная удлиненная пластина, ровная или морщинистая, с темной продольной полосой, иногда с двумя продольными рядами вмятин и выпуклостей. Слоевище прикрепляется к субстрату ризоидами. Слизистые каналы у слоевищ, растущих в морях СССР, известны только в пластине, а у растений атлантического прибрежья Северной Америки они бывают и в пластине и в стволе. Спорангии начинают развиваться одновременно на обеих поверхностях пластины, при этом очертания пятен спорангиев в точности совпадают. Зрелые спорангии наблюдаются с конца августа по январь, а иногда до июня. Слоевище у этой водоросли многолетнее, максимальная его длина достигает 7 *м*.

Ламинария сахаристая растет в сублиторали на глубине до 20 *м*, изредка встречается в нижнем горизонте литорали, особенно в литоральных «ваннах». Это один из наиболее массовых видов рода ламинария в северной части Атлантического океана. Ламинария сахаристая распространена от западной части моря Лаптевых и Баффиновой Земли на севере до севера Португалии и штата Массачусетс (США) на юге.

В восточном секторе Арктики и в северной части Тихого океана (до северных островов Японии на юге) широко распространена *ламинария Гурьяновой* (L. gurjanovae), которую прежде тоже считали ламинарией сахаристой. В дальневосточных морях ламинарией сахаристой по ошибке еще называют растения *ламинарии курчавой* (L. cichorioides), слоевища которой в зависимости от скорости движения воды могут иметь различный облик. В спокойных местах пластина с сильно курчавыми краями и двумя рядами крупных выпуклостей и вмятин. В местах же с постоянным движением воды пластины гладкие и с ровными краями. Такие слоевища и считают ошибочно ламинарией сахаристой. Ламинария курчавая отли-

чается от ламинарии сахаристой и ламинарии Гурьяновой тем, что спорангии у нее начинают развиваться сперва на одной поверхности пластины и лишь с большим запозданием на второй. Поэтому очертания пятен спорангиев на них не совпадают. Имеются и другие отличительные признаки. Распространена ламинария курчавая в северной половине Японского моря, вокруг острова Хоккайдо, около острова Кунашир и островов Малой Курильской гряды, вдоль южного и восточного берегов острова Сахалин до залива Терпения, крайне редко она встречается у острова Итуруп и в северо-западной части Охотского моря.

У *ламинарии японской* (L. japonica) пластина нерассеченная, удлиненная (длина ее 2—6 *м*, иногда до 12 *м*, а ширина 10—35 *см*), расположенная на стволе несколько косо. Орган прикрепления — ризоиды (табл. 39, *1*). По продольной оси пластины проходит широкая и толстая срединная полоса, занимающая $^1/_5$—$^1/_2$ ее ширины и ограниченная по краям двумя продольными складками. Молодые слоевища часто имеют два ряда выпуклостей и вмятин на месте продольных складок. Слизистые каналы в пластине расположены между сердцевиной и корой, часто в два ряда, особенно в срединной полосе. Сердцевина в пластине у́же, чем у других видов. У молодых слоевищ ствол цилиндрический, у немолодых — уплощенный или желобчатый. Пластина плавно переходит в ствол. Слизистые каналы в стволе всегда имеются.

Слоевища ламинарии японской растут два года. На южной границе распространения, где температура воды в море летом бывает выше +20 °С, они однолетние. Спорангии у этого вида образуются на одной или двух поверхностях пластины; в последнем случае они сначала развиваются на нижней, слегка вогнутой поверхности, и очертания групп спорангиев на двух сторонах пластины не совпадают. В условиях естественных зарослей спорангии начинают появляться с конца июля, крайне редко спороносящие экземпляры встречаются в июне.

Ламинария японская считается самым ценным промысловым видом среди бурых водорослей. Она обладает наилучшими вкусовыми качествами. Ее пластина толще и менее жесткая, чем у других видов рода ламинария. Наибольшую пищевую ценность имеет утолщенная срединная полоса слоевищ второго года. Первогодние слоевища считаются непромысловыми, хотя они и достигают крупных размеров: пластина у них узкая, тонкая и содержит меньше питательных веществ. Ламинарию японскую используют для приготовления первых, вторых и третьих блюд, а также разнообразных консервов и кондитерских изделий. Слоевища или их части, непригодные для пищевого использования, идут в химическую переработку для получения альгинатов, маннита, иода и т. д.

Ламинария японская растет в местах с постоянным движением воды, она встречается от поверхности до глубины 25 *м*, реже 35 *м*. Промысловые заросли находятся в основном на глубине 4—10 *м*. Этот вид распространен в северной половине Японского моря — от побережья КНДР и северной части острова Хонсю до 50 ° с. ш., а также у южного и юго-восточного берега Сахалина и у южных Курильских островов. Заросли у некоторых островов Малой Курильской гряды дают наибольшую биомассу— 140 *кг/м* ^{2}.

В 20-х годах нашего столетия зачатки ламинарии японской были случайно завезены в Желтое море к побережьям Ляодунского и Шаньдунского полуостровов. В КНР были разработаны методы ее искусственного разведения, и сейчас ее культивируют вдоль побережья КНР вплоть до Кантона.

В естественных условиях запасы ламинарии японской подвержены сильным колебаниям. Это отражается на объеме заготовок. Большой урон зарослям наносят сильные штормы и торошение льда у берега в холодные зимы; освобождаемые во время промысла участки дна нередко заселяются непромысловыми водорослями. Поэтому люди издавна пытались искусственно увеличить площади под ламинарией японской. Было найдено несколько способов, с успехом применяемых в Японии, КНР и КНДР. Эти способы используются и для выращивания других видов рода ламинария и прочих водорослей. Самый простой из них — это чистка твердого грунта от других водорослей и животных в период, когда ожидается появление в воде спор ламинарии японской, и последующий уход за зарослями, т. е. удаление сорных растений и растительноядных животных. Для расширения площади под зарослями в море с лодок сбрасывают камни или там, где возможно, взрывают скалы на берегу, обрушивая их в воду. На подготовленный таким образом новый грунт или на очищенный старый для ускорения появления зарослей сбрасывают зрелые слоевища, собранные в других местах. Остальные способы выращивания ламинарии японской связаны с погружением в море субстратов, искусственно засеянных спорами. В качестве таких субстратов используют камни и бетонные блоки, сбрасываемые на дно, или веревки, которые подвешивают к канатам, поддерживаемым у поверхности поплавками и закрепленным на месте якорями.

Посев спор ламинарии японской и других водорослей на субстраты делают следующим образом. Чтобы выход спор был дружным, предварительно производят стимулирование

слоевищ. Для этого их выкладывают на воздух в затененном месте на несколько часов или на ночь. Для контроля за ходом стимулирования периодически на поверхность слоевища наносят каплю морской воды, через несколько минут эту каплю переносят на предметное стекло под микроскоп. Когда в поле зрения (при увеличении объектива 8×, окуляра — 10×) будет 8—10 спор, слоевище считается стимулированным. Его кладут в бассейн, куда предварительно поместили субстраты для последующего культивирования ламинарии. Засеянные спорами камни сбрасывают в море в подходящих местах. При культивировании ламинарии на веревках иногда предварительно выращивают рассаду, которую позднее рассаживают с нужными промежутками на другие веревки. Выращивание ламинарии на веревках дает наибольший урожай с единицы площади, и сейчас оно стало наиболее распространенным на плантациях. Для получения максимальных урожаев плантации ламинарии японской размещают вблизи городских стоков или вносят в воду минеральные удобрения. Урожай ламинарии японской при таком культивировании достигает 50—65 *т* сухой массы с гектара.

Ламинария узкая (L. angustata) имеет нерассеченную длинную узкую пластину, по продольной оси которой проходит узкая темная полоса, прогнутая в виде мелкого желоба. Вся пластина, кроме основания, тоже имеет вид желоба. Орган прикрепления — ризоиды. Слоевища ламинарии узкой достигают наибольшей длины по сравнению с другими видами рода ламинария, известны экземпляры длиной до 22 *м*. Продолжительность жизни этой водоросли 3—4 года. Спорангии появляются в конце июля и располагаются на одной или двух поверхностях пластины, причем очертания групп спорангиев на них не совпадают. Ламинария узкая растет в нижнем горизонте литорали и в сублиторали до глубины 8—12 *м* в местах с постоянным прибоем или течением. Распространение этого вида ограничено островом Кунашир, островами Малой Курильской гряды, островом Хоккайдо и северо-восточной частью Хонсю. Небольшие группы мелких слоевищ встречаются на мысах в Приморском и Хабаровском краях. Ламинария узкая наряду с ламинарией японской считается ценным съедобным видом.

У ряда видов ламинарий пластина молодых слоевищ целая, но с увеличением размеров под действием движения воды она рвется на продольные лопасти. Такова, например, *ламинария пальчаторассеченная* (L. digitata). Она имеет широкоовальную или клиновидную пластину, рассеченную, а в спокойных местах целую — в таком случае она бывает плоской или полусферически-изогнутой. Орган прикрепления — ризоиды. Слизистые каналы имеются только в пластине. Спорангии наблюдаются зимой и весной в виде округлых или овальных пятен, очертания которых на обеих поверхностях пластины не совпадают. Слоевище у ламинарии пальчаторассеченной многолетнее, длина его достигает в отдельных случаях 5 *м*, а ширина пластины — 1 *м*. Растет в сублиторали, иногда в прибойных местах встречается в нижнем горизонте литорали. Этот вид распространен в Северной Атлантике от Карского моря и Гудзонова залива на севере до полуострова Бретань и Нью-Йорка на юге.

У берегов Европы растет *ламинария северная* (L. hyperborea). Она напоминает ламинарию пальчаторассеченную, но отличается от нее наличием слизистых каналов в стволе и сильным сужением между старой и новой пластинами, а также другими признаками. Она встречается от Шпицбергена и Кольского полуострова до Средиземного моря (Балеарские острова и Миссинский пролив). У берегов Северной и Средней Европы она растет от поверхности до глубины 15—25 *м*, а в Миссинском проливе ее заросли находятся на глубине 50—100 *м* в местах с постоянным течением. Ламинария северная служит одним из основных источников получения альгинатов в странах Западной Европы и является поэтому объектом всестороннего изучения. На ней выясняли, как растительноядные водные животные влияют на вертикальное распределение водорослей. Оказалось, что если регулярно уничтожать морских ежей глубже нижней границы ее произрастания, она начинает расти еще глубже; в Миссинском проливе ламинария северная не может расти выше 50 *м* из-за растительноядных животных.

По берегам северной части Охотского моря в выбросах часто встречаются слоевища двух видов ламинарий с рассеченной пластиной и стволом, лишенным слизистых каналов. Один вид — *ламинария прижаторизоидная* (L. appressirhiza) — характеризуется образованием спорангиев на одной поверхности пластины; при их созревании лопасти свертываются в трубки. У другого вида — *ламинарии наклонноризоидной* (L. inclinatorhiza) — имеются длинные слабоветвящиеся ризоиды, образующие высокий и широкий конус, что позволяет водоросли расти на грунте, занесенном илом. У нее спорангии развиваются одновременно на обеих поверхностях пластины, очертания пятен спорангиев на них совпадают.

Из видов, похожих на ламинарию пальчаторассеченную, в северной части Тихого океана широко распространена *ламинария Бонгарда* (L. bongardiana). Слизистые каналы у нее развиты и в пластине и в стволе. В отличие от дру-

тих видов рода ламинария, имеющих рассеченную пластину (кроме иногда ламинарии прижаторизоидной), щель каждого разрыва у ламинарии Бонгарда наклонена к поверхности пластины, и концы щели на разных поверхностях смещены друг относительно друга. Спорангии образуются на одной или двух поверхностях пластины, причем очертания групп спорангиев на них не совпадают. Облик слоевищ ламинарии Бонгарда крайне изменчив в зависимости от условий произрастания. В нижнем горизонте литорали с пологим уклоном дна и ровной поверхностью грунта, а также в сублиторали при сильных течениях растут слоевища с коротким стволом и узкой длинной пластиной, часто нерассеченной. Если поверхность в нижнем горизонте литорали неровная (нагромождения камней, выступы скал) или в сублиторали отсутствуют сильные течения, то слоевища имеют широкую и короткую пластину и длинный ствол. В мелких литоральных лужах произрастают некрупные слоевища с широкой пластиной и коротким (1—3 *см*) стволом. Нередко у слоевищ с широкой пластиной имеется один разрыв, который проходит через всю пластину и затрагивает верхнюю часть ствола. Течением каждая из половинок пластины закручивается вокруг своей части ствола. Получается слоевище с вильчато-разветвленным стволом и двумя пластинами. Заросли ламинарии Бонгарда встречаются в СССР от острова Итуруп (Курильские острова), вдоль восточного берега Камчатки до Берингова пролива. Вдоль берегов Северной Америки она распространена до 42 ° с. ш.

Ламинария копытная (L. solidungula) — вид, широко распространенный в Арктике, в том числе там, где не встречаются другие ламинариевые. Пластина ламинарии копытной удлиненно-яйцевидной формы, ствол расширяется снизу к верхней части и снова сужается при переходе к пластине. Слоевище прикрепляется к грунту диском. В суровых районах Арктики слоевища мелкие, с пластиной длиной 10—20 *см*. Благодаря тому что сохраняются пластины прошлых лет (иногда до трех-четырех пластин), общая длина слоевища достигает 60—70 *см*. У самой южной границы распространения, около полуострова Лабрадор, ламинария копытная вырастает до 2,5 *м*. Такое хорошее развитие вида именно у южной границы распространения позволяет предполагать, что он не встречается южнее не из-за неблагоприятных физико-химических факторов, а из-за конкуренции со стороны других видов, в том числе ламинариевых.

Ламинария йезоензис (L. yezoensis) растет у дальневосточных берегов СССР и у Северной Америки. У нее рассеченная на лопасти пластина, прикрепляющаяся к грунту диском; слизистые каналы в стволе отсутствуют, поэтому ее прежде путали с ламинарией пальчаторассеченной.

Наконец, у трех видов ламинарий слоевище имеет стелющийся по грунту побег с ризоидами (ризом) и вертикальными стволами, несущими по одной пластине. Из этих видов наиболее широко распространена *ламинария длинноствольная* (L. longipes). Ее заросли в зоне разрушения волн встречаются вдоль берега Тихого океана от Курильских до Алеутских островов и до 55 ° с. ш. у берегов Северной Америки.

При изучении в культуре у ламинарии длинноствольной обнаружены гаметофиты одного типа, без разделения на мужские и женские, которые были способны к длительному вегетативному росту и очень редко производили спорофиты. Ризом и ствол у спорофита многолетние.

Род *филлариелла* (Phyllariella) включает всего один вид — *филлариеллу охотоморскую* (Ph. ochotensis), встречающуюся в северной половине Охотского моря. Пластина у нее гладкая, с пучками волосков, слизистые каналы отсутствуют, орган прикрепления — диск.

Род *челлманиелла* (Kjellmaniella) характеризуется удлиненной, нерассеченной пластиной с вмятинами и выпуклостями в виде сложного орнамента, который расположен поперечными рядами, отходящими от срединной гладкой полосы. Орган прикрепления — ризоиды. К этому роду относятся 2 вида.

Челлманиелла тонколистная (K. gyrata) обладает тонкой пластиной с узкой неутолщенной срединной полосой. Распространена у южных Курильских островов и у острова Хоккайдо.

Челлманиелла толстолистная (K. crassifolia) имеет толстую пластину с широкой утолщенной срединной полосой. Встречается в Японском море по западному берегу Татарского пролива, у южной оконечности Сахалина и у острова Хоккайдо.

Род *циматэре* (Cymathere) включает 3 вида. У них удлиненная пластина, целая, с двумя—четырьмя продольными складками, простыми или утолщенными (складки-ребра).

Циматэре японская (C. japonica), растущая у южных Курильских островов, имеет 4 продольные складки. Иногда краевые складки выражены слабо, и тогда этот вид легко спутать с ламинарией японской. Различия между ними заключаются в расположении спорангиев. У циматэре японской спорангии развиваются только на одной стороне пластины в ее основании, оставляя свободной срединную полосу, ограниченную складками.

Две складки-ребра имеет *циматэре двускладчатая* (C. fibrosa), которая встречается у сред-

них и северных Курильских островов. *Циматэре трехскладчатая* (C. triplicata) отличается от остальных видов рода тем, что ее слоевище прикрепляется к субстрату диском и на одной поверхности пластины проходят 3 складки-ребра, а на другой поверхности — 4. Циматэре трехскладчатая растет вдоль Тихоокеанского побережья от острова Уруп (Курильские острова) до Командорских и Алеутских островов и у берегов Северной Америки на юг до 48 ° с. ш.

Род *костария* (Costaria) включает всего один вид — *костарию ребристую* (C. costata), пластина которой отличается пятью грубыми продольными ребрами, из них 3 находятся на одной поверхности пластины, а 2 расположены между ними на другой поверхности (табл. 17). Кроме ребер, пластина имеет отверстия и пучки волосков, поверхность ее изборождена выпуклостями и вмятинами, число которых, так же как и число отверстий, возрастает в местах с ослабленным движением воды. На поверхности ствола заметны мелкие ребрышки. В основании ствола развиты ризоиды. Спорангии начинают появляться с июня в виде многочисленных пятен, расположенных в углублениях пластины; со временем пятна спорангиев разрастаются и сливаются в более крупные, выходя за пределы углублений. Слоевища однолетние, они появляются во второй половине зимы. В заливе Петра Великого их разрушение завершается к концу июля — началу августа; на севере Татарского пролива и у Курильских островов слоевища сохраняются до сентября—октября.

Костария ребристая растет в большом количестве как в защищенных, так и в прибойных местах, в последнем случае она встречается вместе с другими ламинариевыми, лучше противостоящими сильному движению воды. Костарию можно встретить в нижнем горизонте литорали и в сублиторали до глубины 22 *м*. Распространена она в Японском море от Татарского пролива на севере до Корейского полуострова и северной части Хонсю на юге, в юго-западной части Охотского моря, в прибрежье Северной Америки от островов Шумагина до Сан-Педро (Калифорния).

У рода *агарум* (Agarum) пластина с одним продольным ребром и многочисленными отверстиями (табл. 16, *5*), пучки волосков и слизистые каналы отсутствуют. Прикрепляется слоевище ризоидами. Наиболее широко известен *агарум продырявленный* (A. cribrosum). Отверстия в его пластине бывают от мелких до крупных, диаметром 2 *см*, изменчива и ширина ребра. В спокойных местах растут слоевища с более мелкими и многочисленными отверстиями и с более узким ребром. Агарум продырявленный встречается на глубине 5—36 *м* на скалистых и илистых грунтах в открытых и полузащищенных местах, за исключением зоны разрушения волн. Заросли его наблюдаются в нижней сублиторали, тогда как большинство других ламинариевых обычно преобладает в верхней сублиторали. Такое произрастание агарума продырявленного по вертикали связано с тем, что в верхней сублиторали он не выдерживает конкуренции со стороны других ламинариевых, а глубже морские ежи и другие растительноядные животные предпочитают выедать другие ламинариевые, не трогая агарума, обладающего жестким слоевищем. Агарум продырявленный распространен в северной части Тихого океана от Берингова пролива до севера Японии, у побережья КНДР, омываемого Японским морем, и до штата Вашингтон (США). Он встречается также у атлантического берега Северной Америки от острова Элсмир до штата Массачусетс (США).

Род *талассиофиллум* (Thalassiophyllum) включает один вид — *талассиофиллум решетчатый* (T. clathrus), имеющий на стволе одну или несколько дырчатых пластин, свернутых в виде конуса (табл. 16, *4*). Отверстия у пластины фестончатые, вывернутые на внутреннюю сторону. Молодое слоевище имеет плоскую широкую целую пластину с отверстиями. Позднее по боковым краям пластины образуются две зоны роста, при этом каждый край сворачивается в трубку. Одновременно пластина разрывается вдоль на две половины, каждая из которых растет в дальнейшем за счет своей зоны роста, находящейся внутри конуса. По мере роста каждой пластины увеличивается число витков в конусах. Нижний конец конуса, уплотняясь, превращается в ветвь. У старых слоевищ появляются дополнительные пластины, которые возникают как выросты в основании старой пластины. Поэтому старые слоевища приобретают кустистый вид.

Талассиофиллум решетчатый растет в открытых местах в сублиторали и в лужах нижнего горизонта литорали у средних и северных Курильских островов, вдоль Тихоокеанского побережья Камчатки, у Командорских и Алеутских островов и у южного побережья Аляски.

Семейство артротамновые (Arthrothamnaceae)

У этих водорослей многолетнее слоевище с разветвленным стволом и несколькими лентовидными пластинами. Каждая пластина с двумя ушками (полукруглыми выростами) по углам основания. Новые пластины появляются на смену старым как выросты по одной из центра ушек. Таким образом, одна старая пластина дает две новые. Старая пластина разрушается, за исключением узких участков, которые идут

от ствола к новым пластинам: они утолщаются и превращаются в новые ветви ствола. Семейство артротамновых включает один род с двумя видами.

Артротамнус курильский (Arthrothamnus kurilensis) обладает прямостоячими стволом и ветвями. Растет в открытых местах в нижнем горизонте литорали и в сублиторали до глубины 30 *м* у юго-западного побережья Сахалина и у Курильских островов (Итуруп, Уруп, Симушир). У *артротамнуса раздвоенного* (A. bifidus) ствол стелется по грунту и состоит из толстых треугольных пластин с ризоидами по бокам, от двух наружных углов каждой пластины отходят по одной такой же пластине или по узкой лентовидной пластине. Этот вид растет у открытых берегов в нижнем горизонте литорали и в сублиторали до глубины 25 *м* в районе, включающем остров Хоккайдо, Курильские острова, восточный берег Камчатки до Кроноцкого залива.

Семейство лессониевые (Lessoniaceae)

У лессониевых ствол разветвленный, на концах ветвей по одной пластине. Ветвление ствола и увеличение числа пластин происходит за счет продольного разрыва, который возникает интеркалярно на стыке основания пластины и вершины ствола; удлиняясь, разрыв достигает верхнего края пластины. Спорангии образуются на поверхности пластин (рис. 143, *1*).

Род *лессония* (Lessonia) имеет ветви с длинными междоузлиями, воздушные пузыри отсутствуют. Пластины делятся разрывом на две равные части. Известно 5 видов этого рода. Из них 4 вида растут в южном полушарии, где часто образуют настоящие подводные леса. Наиболее крупные слоевища имеет *лессония чернеющая* (L. nigrescens), растущая у берегов Перу, Чили и Фолклендских островов. Ее стволы достигают в толщину 10 *см*, а в высоту 4 *м*. Один вид — *лессония ламинариевидная* (L. laminariaeoides) встречается в северном полушарии, в северной половине Охотского моря, образуя вместе с ламинарией Гурьяновой заросли в нижнем горизонте литорали и верхней сублиторали. Слоевище ее достигает в длину 1—2 *м*; первое ветвление ствола расположено у самых ризоидов, выше междоузлия достигают в длину 30 *см*, пластины вытянутые, длиной 20—90 *см*. Спорангии встречаются с сентября до весны следующего года, они располагаются на обеих поверхностях пластин сплошным пятном.

Род *макроцистис* (Macrocystis) имеет ствол многократно разветвленный. Первые 2—3 ветвления снизу дихотомические, остальные односторонние. Верхушечная пластинка отчленяет новые пластинки с одной своей стороны посредством косых разрывов. Перед каждой пластинкой ветвь обычно расширена в грушевидно-веретеновидный воздушный пузырь. Благодаря воздушным пузырям и длинным ветвям основная часть слоевища макроцистиса плавает у поверхности моря. Это позволяет механизировать его добычу. Виды рода макроцистис перерабатывают для получения альгинатов и других химических продуктов.

Макроцистис грушевидный (M. pyrifera, табл. 16,*1*) прикрепляется к субстрату ризоидами, слоевище его достигает размеров 30—50 *м*, длина пластин 1—1,5 *м*. Это многолетнее растение, отдельные экземпляры живут до 8—10 лет. Впервые спорангии появляются на шестимесячных экземплярах. Спорангии образуются на нижних пластинах, сидящих на вильчато-разветвленных коротких побегах в основании слоевища. Эти пластины иногда называют с п о р о ф и л л а м и. Спорангии могут появляться также на верхних пластинах, плавающих у поверхности. Созревание спорангиев происходит сначала на верхней, более старой, части пластины. Развитие отдельного спорангия завершается за две недели.

Макроцистис грушевидный встречается у открытых берегов на глубине 6—40 *м*, иногда его обнаруживали на глубине до 60 *м*. Распространен в южном полушарии у Южной Америки от мыса Горн до Перу вдоль западного берега и до 50° ю. ш. у восточного берега, около Тасмании и Новой Зеландии, у южной оконечности Африки; в северном полушарии растет у Тихоокеанского побережья Северной Америки от Ситки до полуострова Калифорния. В середине прошлого века макроцистис грушевидный находили в Охотском море, у берегов Камчатки и острова Уналашка, сейчас он здесь не встречается.

Макроцистис грушевидный имеет большое практическое значение, поэтому в настоящее время его экологию интенсивно изучают, особенно у берегов Калифорнии, где находятся наиболее крупные предприятия по его переработке. Обнаружено, что большой урон макроцистису могут причинять морские ежи. Они способны полностью уничтожать целые заросли этой водоросли. Массовая гибель крупных слоевищ происходит в годы с необычно сильным летним прогревом воды. При этом гибнут побеги, поднимающиеся до перегретого слоя воды. На молодых слоевищах, находящихся глубже, прогрев поверхностных слоев воды не отражается. Эффективный радиус рассеивания спор, при котором они дают новые растения, составляет у отдельно растущих слоевищ макроцистиса грушевидного 5 *м*. В зарослях возобновление слоевищ происходит на удале-

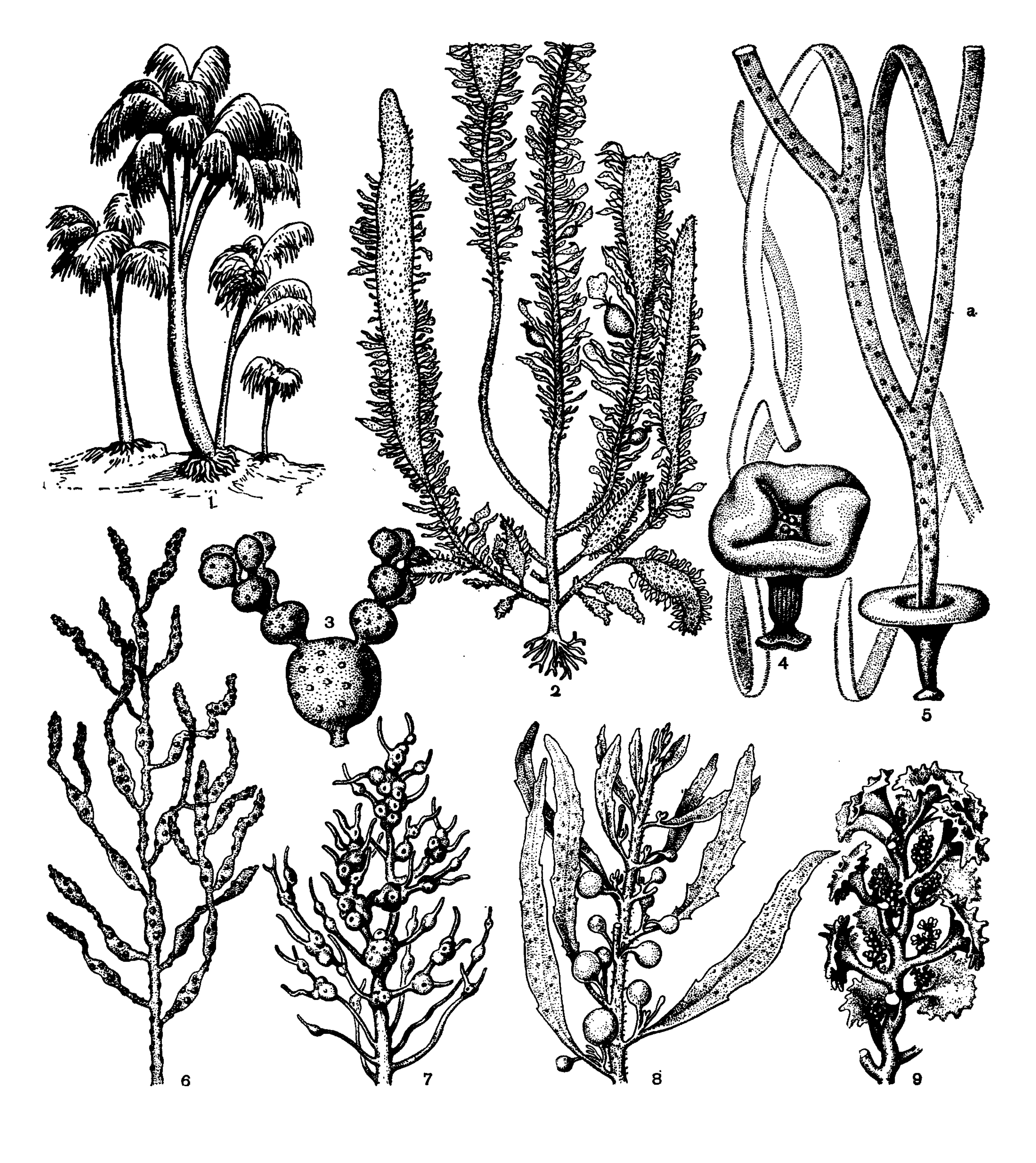


Рис. 143. Бурые водоросли:

1 — лессония (Lessonia); *2* — егрегия (Egregia); *3* — вершина ветви хормозиры Банкса (Hormosira banksii); *4*, *5* — химанталия удлиненная (Himanthalia elongata): *4* — молодое растение, *5* — растение с рецептакулами (*а*); *6* — вершина ветви цистозейры бородатой (Cystoseira barbata); *7* — вершина ветви цистозейры косматой (Cystoseira crinita); *8* — вершина ветви саргассума (Sargassum); *9* — вершина ветви турбинарии (Turbinaria).

нии до 90 *м*. Расселение на большие расстояния осуществляется посредством оторванных пластин со спорангиями.

Макроцистис цельнолистный (M. integrifolia) имеет стелющееся основание с ризоидами (ризом). Слоевище многолетнее, высотой до 5—8 *м*, длина пластин 25—60 *см*. Растет до глубины 7 *м* у Тихоокеанского побережья Америки от острова Ванкувер до залива Камель в Калифорнии, у побережья Перу и северной части Чили. В Ботаническом институте АН СССР в Ленинграде хранятся целые экземпляры макроцистиса цельнолистного длиной до 0,5 *м*, собранные в 1870—1871 гг. у Сахалина вблизи Александровска-Сахалинского и в заливе Анива. Позднее макроцистис у берегов Азии не встречался.

Род *нереоцистис* (Nereocystis) включает один вид — *нереоцистис Лютке* (N. luetkeana, табл. 19, *2*). У него длинный ствол, достигающий 15—25 *м*, который постепенно расширяется кверху и несет на конце пузырь диаметром 12—20 *см*. На верхней части пузыря растут две короткие дихотомически-ветвящиеся веточки длиной в несколько сантиметров с длинными узкими пластинами на концах. Длина пластин достигает 3—9 *м*. Всего таких пластин на слоевище бывает 24—40. Спорангии образуются на пластинах. Слоевище прикрепляется к грунту ризоидами, которые образуют конус диаметром до 30 *см*. Несмотря на гигантские размеры, слоевища у нереоцистиса однолетние. Они появляются в феврале — марте, спороносят в ноябре и исчезают (отрываются от грунта) в декабре — январе; крайне редко единичные спороносящие экземпляры встречаются до апреля. Растет нереоцистис на глубине до 20 *м*, при этом верхняя часть ствола с пузырем плавает у поверхности. Часто он образует настолько густые заросли, что через них невозможно пробраться на лодке. Нереоцистис распространен у Тихоокеанского побережья Северной Америки от острова Уналашка до Калифорнии. Свободноплавающие слоевища встречаются у Алеутских островов. В СССР эту водоросль можно найти в выбросах на берегах Командорских островов, обычно это стволы с пузырем, но без пластин. Крайне редко плавающие стволы встречаются в Беринговом проливе.

Род *пелагофикус* (Pelagophycus) включает один вид — *пелагофикус пора* (P. porra). В строении его слоевища много общего с нереоцистисом. Отличие заключается в длинной ветви (до 1,6 *м*), отходящей от пузыря. Первое ее ветвление дихотомическое, следующие — односторонние, как у макроцистиса. Слоевище несет около 10 пластин длиной по 4—5,5 *м* и шириной 29—45 *см*. Общая длина слоевища достигает 50 *м*. Растет пелагофикус вместе с макроцистисом у берегов Южной Калифорнии.

Семейство алариевые (Alariaceae)

У этих водорослей на вершине ствола расположена пластина с продольным ребром или лишенная его. Края пластины ровные или с длинными боковыми лопастями. По бокам сильно или слабо уплощенного ствола у многих представителей имеются пластинки на тонких стебельках (спорофиллы) или развивается сплошная складчатая кайма. Спорангии образуются на спорофиллах, кайме или на лопастных выростах центральной пластины. В поверхностном слое клеток пластинчатых образований часто наблюдаются гландулярные клетки, наполненные физодами. Они желтые в молодых частях слоевища и темно-бурые, почти черные в старых.

Род *алария* (Alaria) характеризуется пластиной с продольным ребром, идущим от ствола до вершины. Спорофиллы расположены на тонких стебельках по бокам ствола (рис. 144). Все виды рода алария распространены в северном полушарии и предпочитают места с постоянным движением воды.

В Атлантическом океане наиболее широко распространена *алария съедобная* (A. esculenta). Ее слоевища достигают в длину 2—3 *м*. Столь же широко распространена в Тихом океане *алария окаймленная* (A. marginata), имеющая такие же размеры.

Наиболее крупное слоевище у *аларии полой* (A. fistulosa). Для нее характерно наличие полого ребра в пластине. Местами полость в ребре пересекается поперечными перегородками, в результате получаются как бы длинные камеры, наполненные газом. Благодаря этому слоевище имеет положительную плавучесть, и она сохраняется даже при повреждениях ребра, например при разрушении вершины. Плавающие обрывки пластин аларии полой встречаются далеко за пределами границ ее произрастания. Обычно алария полая растет так, что вершины ее пластин достигают поверхности воды и стелются под ней. Максимальная глубина, на которой наблюдали этот вид, составляет 35 *м*. По некоторым данным, у средних Курильских островов встречаются заросли аларии полой, состоящие из растений длиной 41 *м*.

Алария полая распространена от острова Итуруп (Курильские острова) до южной части Берингова моря, а также у Командорских и Алеутских островов и вдоль Тихоокеанского побережья Аляски. Небольшие заросли ее встречаются у Камня Опасности в проливе Лаперуза

(между островами Сахалин и Хоккайдо). Народы, живущие по берегам тех мест, где она растет, называют аларию полую бобровой капустой. Это связано с тем, что часто вблизи мест ее произрастания водится калан (его еще называют камчатским бобром). Виды рода алария в холодных водах северного полушария столь же обычны, как виды рода ламинария. Их и используют сходным образом. Некоторые народы, например населяющие Алеутские и Командорские острова и побережье Чукотского полуострова, употребляют виды рода алария в пищу. Особо ценятся спорофиллы *аларии узкой* (A. angusta), отличающиеся большой толщиной и мягкостью. На Чукотке пластинки аларии мочат в пресной воде до тех пор, пока ребро не станет мягким.

Представители рода *ундария* (Undaria) растут в тепловодных местах Японского моря, в Желтом море и в северной части Восточно-Китайского моря. Особенно широко распространена *ундария перистая* (U. pinnatifida). Она имеет цельнокрайнюю или лопастную пластину с пучками волосков. Для прикрепления к грунту у нее служат ризоиды. Слоевища всегда однолетние. В начале лета по краям ствола начинает расти складчатая кайма, на которой образуются спорангии. В августе спорангии созревают, и слоевища начинают разрушаться. Ундария перистая обладает нежной пластиной, ее используют в пищу. В Японии ее культивируют на специальных морских плантациях. В СССР ундария перистая растет в заливе Петра Великого.

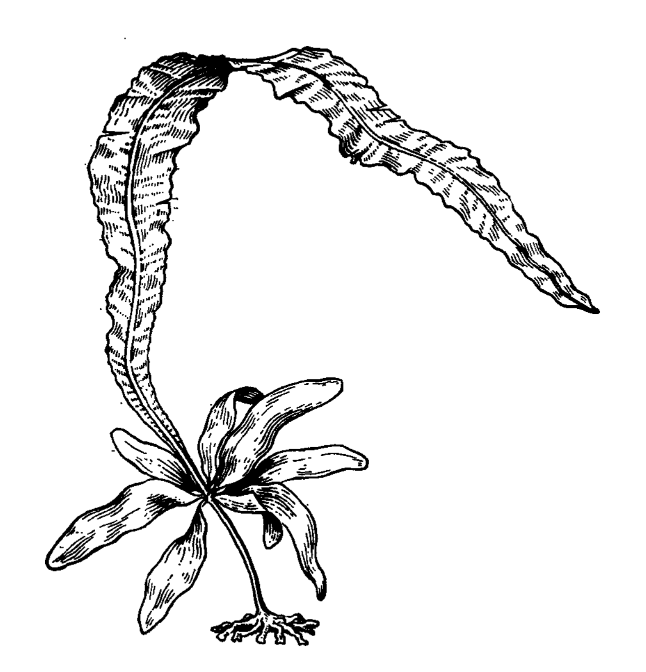


Рис. 144. Алария (Alaria).

Род *эклония* (Ecklonia) встречается у берегов Японии, Австралии, Новой Зеландии и южной оконечности Африки. Для эклонии характерно развитие спорангиев на лопастных выростах по бокам центральной пластинки. У самого крупного вида — *эклонии трубовидной* (E. buccinalis), растущей у южной оконечности Африки, лопасти во много раз крупнее центральной пластинки. Слоевища эклонии трубовидной достигают в длину 8 *м*. По внешнему облику они напоминают нереоцистис. У них длинный (до 5 *м*) ствол, расширяющийся кверху и полый.

Для представителей рода *егрегия* (Egregia) характерно наибольшее расчленение слоевища среди алариевых и других ламинариевых. Эти водоросли растут у Тихоокеанского побережья Северной Америки (рис. 143, *2*).

КЛАСС ЦИКЛОСПОРОВЫЕ (CYCLOSPOROPHYCEAE)

Гаметофиты развиваются в слоевище спорофита в виде слоя, выстилающего углубления (концептакулы).

В отличие от фэозооспоровых все циклоспоровые имеют крупные слоевища. Как и у ламинариевых, слоевища циклоспоровых дифференцированы на ткани: меристодерму, кору, промежуточной слой и сердцевину. Но у циклоспоровых нет характерных для ламинариевых трубчатых нитей, ситовидных трубок, слизистых каналов и гландулярных клеток. Сердцевина у циклоспоровых образована рыхло- или плотнорасположенными клеточными нитями.

Основные отличительные особенности циклоспоровых связаны с их циклом развития и размножения. Это, во-первых, отсутствие двух самостоятельно растущих форм развития. Во-вторых, гаметангии развиваются в углублениях на слое клеток, который возникает из одной клетки, именуемой инициальной клеткой концептакула, но мы ее будем называть проспорой. В-третьих, у всех до сих пор изученных циклоспоровых мейоз происходит при образовании гамет.

Существует несколько теорий, пытающихся по аналогии с другими водорослями объяснить, как возник такой цикл развития циклоспоровых. Напомним, что у большинства растений спорофит диплоидный, а гаметофит гаплоидный, циклы с иной сменой ядерных фаз были установлены сравнительно недавно. Поэтому нельзя было просто так принять диплоидные слоевища циклоспоровых за гаметофиты.

Своеобразие цикла развития циклоспоровых издавна привлекало внимание ученых: получалось, что он подобен циклу животных — у них

тоже гаплоидны только гаметы. Интерес к циклу развития циклоспоровых связан и с практическими соображениями. Циклоспоровые произрастают во всех морях от Арктики до Антарктики, включая тропики; они имеют крупные слоевища длиной 1—12 *м* и часто образуют обширные заросли. Все циклоспоровые — промысловые водоросли. Сбор их иногда осуществляется в больших масштабах, что приводит к уничтожению естественных зарослей. В связи с этим необходимо изучение всех особенностей их цикла развития для рационального использования и приумножения имеющихся ресурсов.

У всех циклоспоровых, кроме аскозейры, наблюдается оогамия. В антеридиях образуется по 64 антерозоида, в оогониях развивается 1—8 яйцеклеток. Мейоз происходит при первых двух делениях ядра. В оогониях, несущих даже одну яйцеклетку, всегда образуется 8 ядер. Гаметангии циклоспоровых выглядят одногнездными, однако у некоторых представителей в антеридиях на стадии 32 ядер наблюдали нежные перегородки. В оогониях некоторых циклоспоровых яйцеклетки разделены нежными перегородками (хормозира, ксифофора) или грубыми (пельвеция желобчатая). Эти факты свидетельствуют о том, что гаметангии циклоспоровых, видимо, все-таки произошли от многогнездных вместилищ других бурых водорослей.

В начале нашего века известный ботаник Э. Страсбургер утверждал, что оогонии и антеридии циклоспоровых подобны тетраспорангиям диктиотовых водорослей, так как они развиваются на диплоидных слоевищах и первое деление ядра сопровождается мейозом. Но сами яйцеклетки и антерозоиды Страсбургер сравнивал с гаметами других водорослей, считая, что тетраспоры сразу, минуя стадию гаметофита, делятся и дают гаметы. Крупнейший шведский альголог Г. Кюлин вначале (в 1916—1917 гг.) полагал, что цикл развития циклоспоровых возник в результате полного недоразвития гаметофита, а зооспоры (споры) стали сразу функционировать как гаметы. Позднее, в 1937 г., Кюлин выдвинул теорию, согласно которой циклоспоровые возникли независимо от остальных бурых водорослей и у них никогда не было гаметофита, а их предки были всегда диплоидными. Автор наиболее полного руководства по морфологии и размножению водорослей Ф. Фритч предполагал, что цикл развития циклоспоровых возник в ходе эволюции в результате тенденции неполовых зооспор вести себя как гаметы. Из-за отсутствия убедительных данных, неоспоримо свидетельствующих в пользу какой-либо из этих теорий, ни одна из них не стала общепризнанной.

Наряду с этим существует другой вопрос. Почему только у циклоспоровых слой, выстилающий углубления (концептакулы), на котором образуются гаметангии, развивается из одной клетки? Концептакулы с органами размножения известны у других бурых (сплахнидиум) и красных (кораллиновые) водорослей. Но здесь они образуются иными способами: а) вследствие впячивания поверхностного слоя клеток слоевища за счет активного деления и роста клеток в отдельных точках его поверхности; б) в результате развития органов размножения на каком-то участке и обрастания его окружающими вегатативными тканями; в) путем появления органов размножения на клетках слоевища, выстилающих полость, которая перед этим образовалась вследствие разрушения клеток (некоторые известковые красные водоросли).

Поскольку до недавнего времени все наши сведения о развитии выстилающего слоя концептакулов циклоспоровых основывались на изучении представителей порядка фукусовых, подавляющее большинство которых имеет апикальный рост посредством одной особой клетки на вершине, то И. Рейнке и Ф. Фритч посчитали выстилающий слой концептакула ветвью, растущей в обратном направлении. Эта теория благодаря авторитету Фритча нашла многих сторонников, к тому же до недавнего времени лишь она учитывала факт развития выстилающего слоя каждого концептакула из одной клетки. В то же время эта теория находится в явном противоречии с тем, что у ряда представителей циклоспоровых рост слоевища происходит посредством деления нескольких (3—8) верхушечных клеток (хормозира, нотейя) или путем верхушечного роста, но без особых верхушечных клеток (дурвиллея). В довершение всего было обнаружено, что у аскозейры развитие концептакула и его выстилающего слоя начинается с деления одной клетки, лежащей на поверхности слоевища, при этом образуется узкая трубка, которая подобно паразитическому организму врастает внутрь, проходит через плотную кору и промежуточный слой и дорастает до сердцевины. Здесь среди рыхлорасположенных клеточных нитей конец трубки разрастается в полый шар — концептакул. В свете этих данных для объяснения происхождения цикла развития циклоспоровых, их гаметангиев и несущих их вместилищ, логичнее всего признать, что инициальная клетка концептакула является спорой (проспорой), а развивающийся из нее выстилающий слой концептакула — гаметофитом. То, что гаметофит у циклоспоровых получается диплоидным, не находится в противоречии с явлениями, наблюдаемыми у других водорослей.

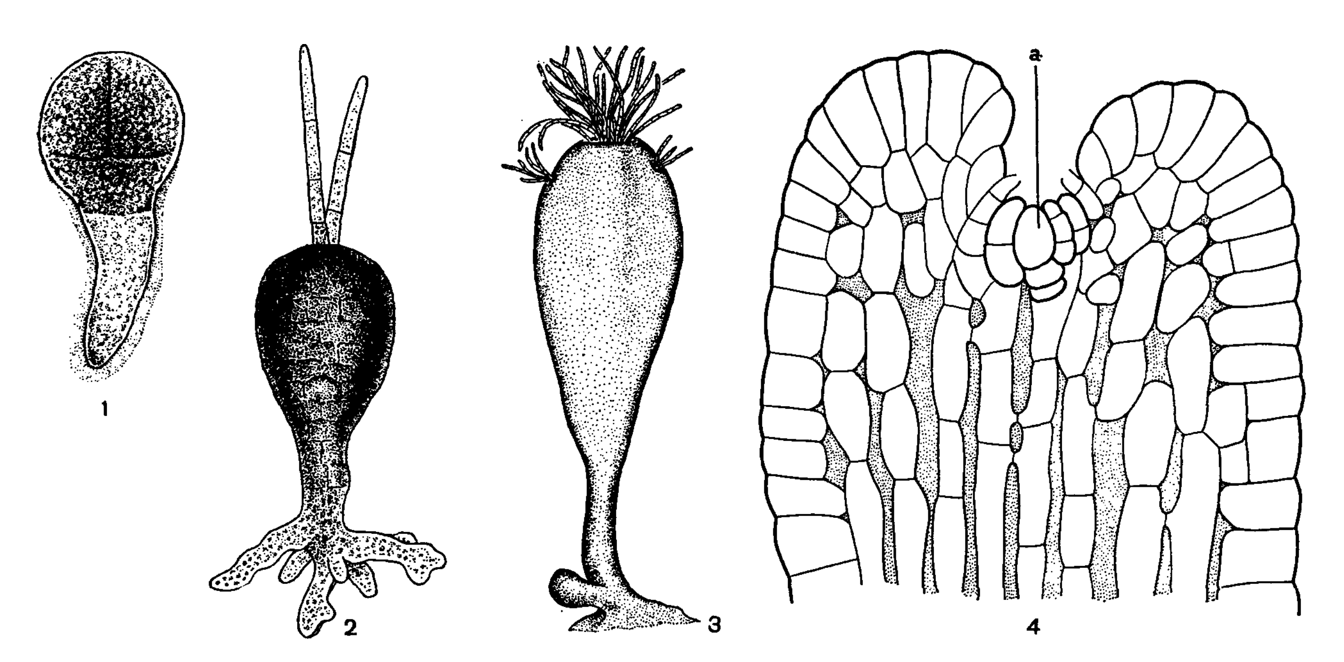


Рис. 145. Начальные этапы развития слоевища фукуса (Fucus):

1—3 — внешний вид проростков разного возраста; *4* — продольный разрез через вершину проростка: *а* — верхушечная клетка.

По способу развития гаметофита на спорофите класс циклоспоровых делится на несколько таксонов меньшего ранга.

ПОДКЛАСС АСКОЗЕЙРОВЫЕ (ASCOSEIROPHYCIDAE)

Подкласс включает один порядок Ascoseirales с одним семейством Ascoseiraceae. В нем один род с одним видом — *аскозейра удивительная* (Ascoseira mirabilis). Этот вид растет у Антарктического полуострова, Южных Шетландских и Южных Сандвичевых островов и у острова Южная Георгия. Здесь он относится к числу наиболее массовых видов. Слоевище аскозейры достигает в длину 1—2 *м*. Оно состоит из диска для прикрепления к субстрату, ствола и клиновидной пластины, расширяющейся кверху и заканчивающейся множеством лопастей. Ствол может быть вильчаторазветвленным с пластинками на конце. Рост слоевища аскозейры осуществляется, по-видимому, как у ламинариевых, посредством интеркалярной зоны роста. Для аскозейры характерны в сердцевине, кроме обычных тонких нитей, толстые прямые нити (проводящие трубки) из длинных клеток большого диаметра, набитых темно-бурым зернистым содержимым. Такие образования у других водорослей неизвестны.

Концептакулы у аскозейры расположены внутри слоевища на границе промежуточного слоя и сердцевины. С поверхностью слоевища полости концептакулов сообщаются узким и длинным каналом. Образуются концептакулы следующим образом. Вблизи зоны роста поверхностные клетки делятся на большое число мелких клеток (до 4—9). Некоторые из них становятся проспорами. Они удлиняются в сторону, противоположную поверхности, и начинают делиться поперечными и продольными перегородками. Образуется узкий многорядный тяж клеток, который врастает внутрь слоевища; при достижении более рыхлых тканей его конец разрастается в полый шар, одновременно тяж клеток увеличивается в диаметре, образуя канал. Под микроскопом врастание гаметофита в слоевище аскозейры и образование концептакула напоминает внедрение чужеродного организма, паразита, в тело хозяина. Гаметофиты аскозейры производят длинные однорядные нити, верхние клетки которых превращаются в гаметангии. Они содержат по 8 гамет, разделенных нежными перегородками. Кроме этих нитей, встречаются единичные волоски с базальной зоной роста, но, в отличие от подобных волосков других циклоспоровых и других бурых, интеркалярная зона у них очень широкая и выражена менее резко. Пробовали наблюдать за гаметами аскозейры в лаборатории, но они не сливались попарно и совершенно не прорастали.

ПОДКЛАСС ФУКУСОВЫЕ (FUCOPHYCIDAE)

У слоевищ фукусовых преобладает верхушечный рост (рис. 145) и гаметофиты начинают раз-

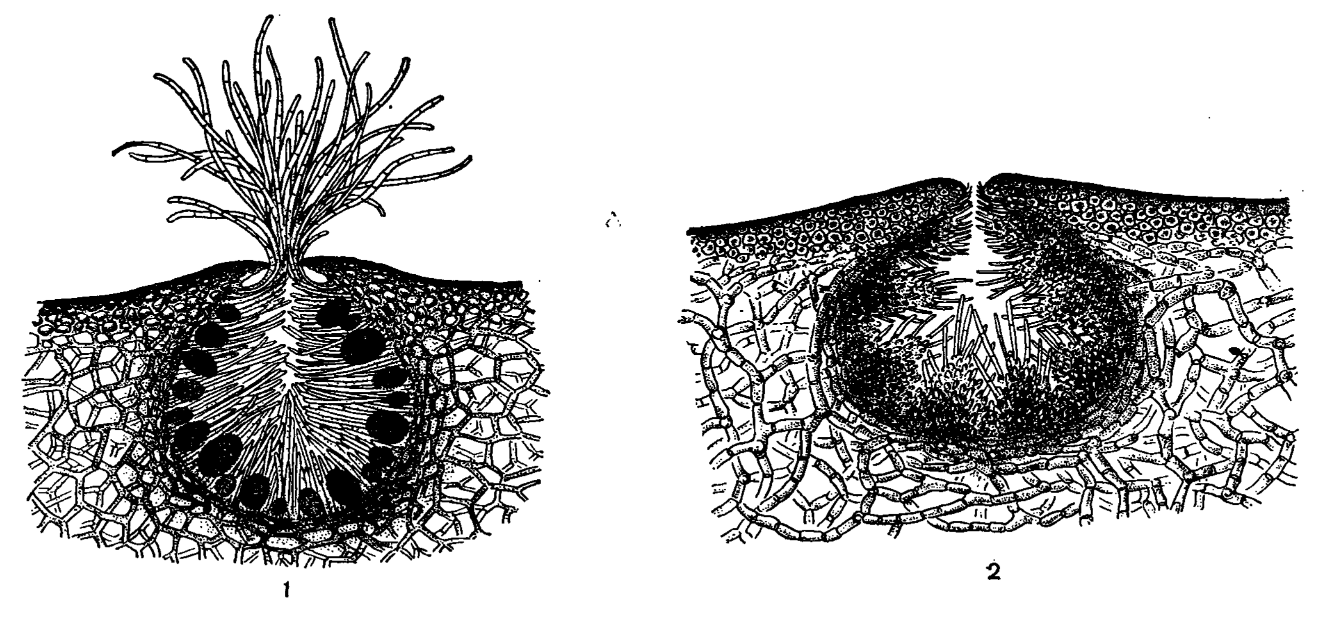


Рис. 146. Зрелые концептакулы фукуса пузырчатого (Fucus vesiculosus):
1 — женский; *2* — мужской.

виваться в верхних частях ветвей. Концептакулы возникают в результате обрастания гаметофитов тканями спорофита (рис. 146). Половой процесс — оогамия.

ПОРЯДОК ДУРВИЛЛЕЕВЫЕ (DURVILLEALES)

Слоевище пластинчатое с лопастями в виде выростов; верхушечный рост, возможно, сочетается с интеркалярным, как у ламинариевых. Верхушки лопастей узкие, тонкие; клетки в них расположены плотно; меристодерма состоит из одного ряда клеток. По мере удаления от вершины клетки меристодермы растут и делятся горизонтальными перегородками. В результате меристодерма оказывается состоящей из клеточных нитей, которые непрерывно растут и ветвятся. Проспоры, дающие гаметофиты, закладываются там, где нити меристодермы состоят по меньшей мере из 5—6 клеток. Они образуются в основании нитей из верхушечных клеток боковых выростов. От соседних клеток проспоры отличаются продолговатой формой и более темным содержимым. Окончательно сформировавшаяся проспора окружена толстой слизистой оболочкой. После дробления проспоры образуется однослойная горизонтальная пластинка, состоящая из четырех клеток. После образования проспоры нити меристодермы, расположенные рядом, дают дополнительные боковые выросты, которые, разрастаясь и переплетаясь, образуют вокруг проспоры и в дальнейшем вокруг молодого гаметофита защитную ткань. Разрастаясь, гаметофит занимает все большую площадь, при этом нити меристодермы раздвигаются в стороны, и возникает канал между полостью концептакула и внешней средой.

Порядок дурвиллеевых включает одно семейство Durvilleaceae с одним родом Durvillea, представители которого растут только в южном полушарии. Наиболее широко распространена *дурвиллея антарктическая* (D. antarctica, табл. 16, *3*). Она растет у западного побережья Южной Америки от мыса Горн до Вальпараисо, а по восточному берегу — до 50° ю. ш., у Новой Зеландии и субантарктических островов (Южная Георгия, Кергелен, Чатам, Окленд, Кэмпбелл), встречается в выбросах у Южных Шетландских островов. Слоевище этой водоросли внешне напоминает ламинарию, длина его может достигать 10 *м*, к субстрату оно прикрепляется диском диаметром до 0,5 *м*. Ствол переходит в пластину с длинными лопастями, образующимися как выросты. Толщина пластины бывает около трех сантиметров, внутри ее находится полость, разделенная поперечными перегородками на камеры. Слоевище дурвиллеи имеет толстую меристодерму, образованную длинными вертикальными нитями, насчитывающими по 12—15 клеток; плазматическая связь между клетками соседних нитей отсутствует. В молодых частях, кроме меристодермы, различаются кора, промежуточный слой и сердцевина. В немолодых частях строение этих тканей замаскировано обильным разви-

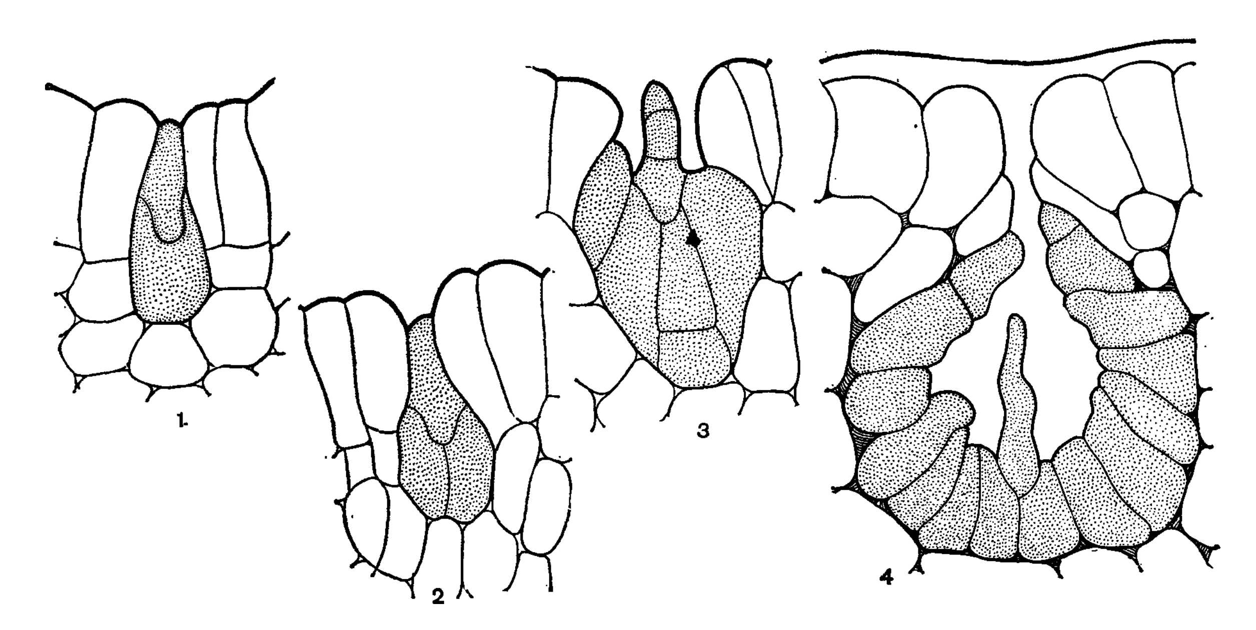


Рис. 147. Начальные стадии развития гаметофита у цистозейры (Cystoseira).

тием гиф — узких нитей с толстой оболочкой; создается ложное впечатление, что слоевище состоит из гиф. Оогонии, так же как и антеридии, развиваются на разветвленных однорядных веточках, поднимающихся от поверхности гаметофитов. В оогониях образуется по 4 яйцеклетки.

Дурвиллея антарктическая растет в сублиторали и в нижнем горизонте литорали в местах с сильным прибоем, где ее слоевища постоянно заплескиваются волнами. Заросли у берега бывают настолько плотными, что мешают лодкам пристать к берегу. Из-за крупных размеров слоевищ дурвиллея антарктическая представляет ценное сырье для получения альгинатов. В Чили ее употребляют в пищу. В Новой Зеландии из дурвиллеи получают ростовые вещества и удобрения.

ПОРЯДОК ФУКУСОВЫЕ (FUCALES)

Слоевище у фукусовых кустистое, обладает верхушечным ростом посредством деления 1—8 особых верхушечных клеток. Образующиеся при их делении новые клетки растут и снова делятся. Клетки, составляющие осевую часть ветви, делятся слабо и вытягиваются в длину, образуя сердцевину. Проспоры, дающие гаметофиты, развиваются из клеток, отчленяемых верхушечной клеткой (или клетками) в сторону поверхностного ряда клеток слоевища. Обычно такие клетки вытягиваются в высоту и делятся поперечными перегородками. Клетка, превращающаяся в проспору, не удлиняется, наоборот, она округляется, приобретает яйцевидную или грушевидную форму, содержимое ее становится мелкозернистым и однородным. Проспора при развитии гаметофита делится вертикальной и горизонтальной перегородками (*пельвеция равновершинная*) или наклонными перегородками (*аскофиллум узловатый*). У проспор остальных фукусовых первая перегородка проходит горизонтально (рис. 147). Верхняя (язычковая) клетка получается меньше нижней. Язычковая клетка делится поперечными перегородками и развивается в волосок с базальной зоной роста. У одних фукусовых он развивается полностью (*цистозейра*), у других недоразвивается (*саргассум*).

Интересно отметить, что с развития волоска начинается развитие проростков у ряда других бурых водорослей. Нижняя клетка, продукт деления проспоры, делится сначала вертикальной перегородкой. В последующем в новых клетках перегородки закладываются в вертикальной и горизонтальной плоскостях. Одновременно растут и делятся клетки окружающих тканей спорофита, в результате гаметофит оказывается погруженным в углубление. Гаметофиты фукусовых образуют вертикальные разветвленные и простые однорядные многоклеточные нити, часть из них несет гаметангии, а остальные служат парафизами. Ближе к краям у гаметофитов могут расти волоски с базальной зоной роста.

На слоевищах ряда фукусовых встречаются криптостомы и цекостомы. Криптосто-

мы — это ямки, из которых растут многоклеточные волоски с базальной зоной роста. Цекостомы — микроскопические полости под поверхностью слоевища. Слой клеток, выстилающих полости криптостомов и цекостомов, развивается из таких же проспор, как и гаметофиты. Это стерильные гаметофиты, выполняющие физиологические функции. Криптостомы с волосками, видимо, служат для лучшего обмена с внешней средой, в частности для поглощения питательных солей. Криптостомы и цекостомы возникают тогда, когда не закладываются концептакулы, и поэтому они занимают разные участки на ветвях. На границе перехода одних образований в другие встречаются углубления, в которых развиваются гаметофиты промежуточного типа с недоразвитыми гаметангиями и большим количеством волосков наряду с парафизами. Гаметофиты у фукусовых бывают либо рассеяны на больших участках, ничем не отличающихся от стерильных, либо сосредоточены на вершинах побегов, становящихся из-за этого утолщенными и более широкими. Такие части слоевища называют рецептакулами.

Нормальное воспроизведение фукусовых возможно только половым путем, лишь немногие представители имеют стелющиеся ризомы или ризоиды, дающие на конце новые слоевища (например, *саргассум Миябе*). Антеридии образуются на гаметофитах на концах разветвленных веточек, и в их оболочке различимы два слоя. Антерозоиды выходят наружу в виде пакета, окруженного внутренней оболочкой. Субмикроскопическое строение антерозоидов не у всех фукусовых водорослей одинаково. Антерозоиды фукуса, аскофиллума и пельвеции имеют на переднем конце хоботок (рис. 148). Передний жгутик антерозоида химанталии снабжен на конце шипом, направленным вбок.

Оогонии у фукусовых сидят прямо на поверхности гаметофита или располагаются на одной поддерживающей клетке. Оогонии фукусовых снабжены трехслойной оболочкой, наружный слой называют экзохитоном, промежуточный — мезохитоном, внутренний — эндохитоном. Содержимое выходит в воду, окруженное двумя внутренними слоями. На этой стадии антерозоиды могут проникать в пакет яйцеклеток, но оплодотворения не происходит — этому препятствует поверхность яйцеклеток. Когда они полностью освобождаются от оболочек, происходит оплодотворение. Вслед за этим оплодотворенные яйцеклетки вырабатывают собственную толстую оболочку. У некоторых фукусовых наблюдается оплодотворение и прорастание яйцеклеток на материнском растении. Это бывает

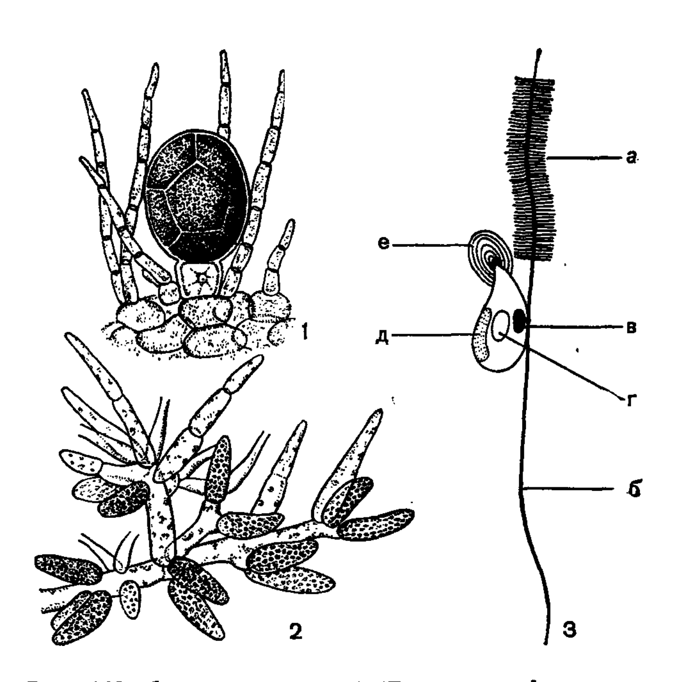


Рис. 148. Фукус пузырчатый (Fucus vesiculosus):

1 — оогоний; *2* — антеридии; *3* — схема строения антерозоида: *а* — передний жгутик, *б* — задний жгутик, *в* — глазок, *г* — ядро, *д* — хлоропласт, *е* — хоботок.

у тех представителей, у которых образуется по одной яйцеклетке в оогонии. В простейшем случае яйцеклетки прикрепляются слизью около отверстия концептакула (цистозейра), у других (Sargassaceae, Fucaceae) они прикрепляются слизистым стебельком, тянущимся от оогония и представляющим собой вытянутый мезохитон. Яйцеклетки остаются прикрепленными к материнскому растению 7—16 дней. За это время происходит их оплодотворение и дробление до стадии образования коротких первичных ризоидов, после чего проростки уносятся водой.

Дробление яйцеклеток и развитие проростков у всех фукусовых протекает почти одинаково. После оплодотворения и появления оболочки яйцеклетка становится шаровидной, затем яйцевидной, ориентированной узким концом вниз. Первая перегородка проходит поперек и делит яйцеклетку на две примерно равные части (рис. 145, *1—3*). В нижней части образуется вторая поперечная перегородка, отделяющая вниз небольшую клетку, называемую ризоидальной, которая дает со временем первичные ризоиды. Последующие перегородки, с третьей по шестую, проходят в вертикальных плоскостях в верхней и средней клетках. Из ризоидальной клетки вырастает от 1 до 32 ризоидов, в зависимости от рода и вида; предварительно эта клетка делится вертикальными перегородками по числу будущих ризоидов. Положение первой перегородки

в проростке и направление роста ризоидов определяется, кроме света, соседством других яйцеклеток того же вида. При малом расстоянии между яйцеклетками направление их роста целиком определяется этим фактором, вызывающим рост вершин в противоположные стороны. Установлено, что взаимовлияние яйцеклеток определяется химическими веществами, выделяемыми ими в воду.

Представители порядка фукусовых отличаются большим разнообразием. Они растут во всех морях от Арктики до Антарктики, кроме Каспийского и Аральского морей.

Семейство хормозировые (Hormosiraceae)

Единственный представитель этого семейства — *хормозира Банкса* (Hormosira banksii) — имеет дихотомически-разветвленное слоевище, состоящее из шаровидных пузырей, соединенных короткими и узкими перетяжками (рис. 143, *3*). Органом прикрепления служит диск. Рост у слоевища верхушечный, осуществляется посредством 4—8 клеток, которые располагаются в небольшом углублении на вершине каждой ветви. Концептакулы образуются в поверхностном слое пузырей. Гаметофиты обоеполые, в оогониях созревает по 4 яйцеклетки. Распространена хормозира у берегов Новой Зеландии, острова Тасмания и в нетропических водах Австралии, растет в литоральной зоне. В Новой Зеландии хормозиру используют в качестве корма, особенно для овец.

Семейство нотейевые (Notheiaceae)

Это семейство включает один род с одним видом. *Нотейя аномальная* (Notheia anomala) вырастает из концептакулов австралийских фукусовых хормозиры и ксифофоры, а также из концептакулов своих же особей. Высота слоевища достигает 12 *см*, побеги прямые, цилиндрические; боковые ветви вырастают со дна концептакулов. Рост верхушечный, посредством трех клеток. В концептакулах развиваются почти исключительно оогонии с 8 гаметами. Антеридии с 64 антерозоидами встречаются крайне редко. Одно время ставили под сомнение сам факт их существования. В 1960 г. Низамуддин и Уомерсли, изучая нотейю в культуре, обнаружили, что из оогониев, называемых ими макроспорангиями, выходят макроспоры с двумя жгутиками. Макроспоры прорастали в разветвленные нити с волосками, наподобие гаметофитов спермахнуса (порядок хордариевые). На этих нитях развивались однорядные многогнездные спорангии, снова производящие макроспоры. Судьба этих спор осталась невыясненной. Зооиды, выходящие из антеридиев, не сливались с макроспорами и не прорастали. Низамуддин и Уомерсли перенесли нотейю в порядок хордариевых в качестве самостоятельного семейства.

Семейство химанталиевые (Himanthaliaceae)

К этому семейству относится один род с одним видом. *Химанталия удлиненная* (Himanthalia elongata) известна в странах Западной Европы как «ремневидная водоросль» или «водоросль-пуговица» (рис. 143, *4*, *5*). Ее слоевище состоит из воронковидного или дисковидного образования, прикрепленного эластичным стебельком с подошвой ко дну. На второй или третий год жизни из углубления в центре вырастает 1—4 дихотомически-разветвленных рецептакула длиной до 2—3 *м* и шириной 1—2 *см*. Рецептакулы обладают верхушечным ростом, который осуществляется посредством одной верхушечной клетки.

Химанталия интересна тем, что в оогониях развивается по одной очень крупной яйцеклетке (длиной до 0,5 *мм*), и тем, что после выхода гамет растение обычно отмирает целиком. В отличие от других фукусовых яйцеклетка химанталии при развитии в слоевище спорофита уплощается, становится вогнутой с нижней стороны и прикрепляется к грунту краями. Позднее с нижней стороны вырастают нитевидные ризоиды. В последующем развитие идет, как у других фукусовых.

Химанталия растет на камнях и скалах в нижнем горизонте литорали в умеренно прибойных местах в Атлантическом океане от берегов Южной Норвегии до северного побережья Марокко; наиболее обычна в Норвегии, Ирландии, Великобритании и Северной Франции.

Семейство фукусовые (Fucaceae)

Слоевище у фукусовых кустистое, прикрепляется к грунту диском. Рост ветвей осуществляется посредством одной верхушечной клетки, имеющей вид четырехгранной усеченной пирамиды. Сердцевина ветвей состоит из неплотно сомкнутых тонкостенных нитей и толстостенных гиф. Оогонии с 1—8 яйцеклетками. Ветви плоские или цилиндрические, без «листьев».

У водорослей рода *пельвеция* (Pelvetia) слоевище ветвится правильно или неправильно дихотомически. Ветви плоские или цилиндрические, без ребра. Воздушные пузыри одиночные. Криптостомы и цекостомы отсутствуют, изредка встречаются ямки без волосков. Рецептаку-

лы расположены на вершинах ветвей. Оогонии содержат по две яйцеклетки.

Пельвеция желобчатая (P. canaliculata) имеет слоевище в виде кустов высотой до 15 *см* с дугообразными ветвями, согнутыми по продольной оси в виде желоба. Гаметангии созревают с конца июня по сентябрь. Растет пельвеция желобчатая над поясом фукусов в среднем и верхнем горизонтах литорали. Распространена она от Белого и Баренцева морей до севера Португалии.

Пельвеция Райта (P. wrightii) имеет слоевища длиной 10—90 *см* с прямыми ровными ветвями, несущими иногда одиночные пузыри. Выход гамет происходит в июле — сентябре. Произрастает в среднем и нижнем горизонтах литорали и в сублиторали до глубины 1 *м* в северной половине Японского моря, включая Хоккайдо и северную часть Хонсю, а также в заливе Анива и у Курильских островов до острова Уруп.

У представителей рода *фукус* (Fucus) слоевище дихотомически-разветвленное с плоскими ветвями, имеющими продольное ребро, а также криптостомы и цекостомы. Рецептакулы располагаются на вершинах ветвей. В оогониях образуется по 8 яйцеклеток. Виды рода фукус распространены в холодных и умеренных морях северного полушария. Часто они образуют большие заросли на литорали, это облегчает их сбор и использование. Виды рода фукус применяют в качестве удобрений, как корм для скота, для производства кормовой муки, альгинатов и других химических веществ. В морях СССР встречается 5 видов этого рода (табл. 18, 19).

Фукус зубчатый (F. serratus) выделяется среди остальных видов ветвями с зубчатыми краями. Слоевища его раздельнополые, в длину достигают 1 *м*. В условиях Баренцева моря гаметы созревают в августе — сентябре, единичные рецептакулы со зрелыми гаметангиями встречаются на отдельных растениях почти круглый год, крайне редко их можно найти весной. Фукус зубчатый растет в нижнем и иногда в среднем горизонте литорали в верхней сублиторали. Встречается у берегов Европы от Новой Земли до севера Португалии и у берегов Северной Америки в районе залива Святого Лаврентия.

Слоевища *фукуса пузырчатого* (F. vesiculosus) часто имеют воздушные пузыри, обычно располагающиеся попарно по бокам ребра. В прибойных местах пузыри не развиваются. Ребро у ветвей резко выражено и прослеживается до вершины. Растения раздельнополые. Мужские экземпляры по сравнению с рядом растущими женскими растениями нередко имеют слоевища меньшего размера, с более узкими ветвями и более мелкими рецептакулами. Проспоры и гаметофиты появляются на спорофитах с сентября до конца января или до конца февраля, в сильно опресненных местах их закладка прекращается в ноябре. В январе на гаметофитах появляются первые гаметангии. В начале июня в гаметангиях образуются гаметы; выход их в воду продолжается до конца августа.

Фукус пузырчатый растет в разнообразных условиях — от сильно открытых до защищенных мест в среднем и нижнем горизонтах литорали и в верхней сублиторали, последнее чаще всего наблюдается в опресненных морях (Белое и Балтийское). Дерновинки мелких слоевищ, никогда не образующих проспор и гаметофитов, встречаются на илистых грунтах в верхнем горизонте литорали и в супралиторали вместе с моховидными и другими наземными растениями. Неприкрепленные слоевища фукуса пузырчатого встречаются в Белом море до глубины 22 *м*. Наиболее пышные заросли фукус пузырчатый образует на литорали в полузащищенных местах над поясом аскофиллума, но возможно и обратное их расположение. Фукус пузырчатый распространен у побережья от Карского моря до северо-запада Испании и у берегов Северной Америки от острова Элсмир до штата Северная Каролина (США). В Балтийском море он произрастает до восточного берега Выборгского залива.

Слоевища *фукуса спирального* (F. spiralis) внешне сходны со слоевищами фукуса пузырчатого, лишенными пузырей. Отличается этот вид тем, что у него слоевища обоеполые и рецептакулы имеют узкую стерильную кайму по краям. Растет фукус спиральный на литорали выше пояса фукуса пузырчатого. Распространен он у берегов Европы от Кольского полуострова до Канарских островов и у берегов Северной Америки от острова Ньюфаундленд до штата Нью-Йорк (США).

Два других вида — *фукус двусторонний* (F. distichus) и *фукус исчезающий* (F. evanescens) — отличаются от вышерассмотренных видов наличием цекостомов и менее четко выраженным ребром. Слоевища у них обоеполые. Фукус двусторонний распространен у берегов Азии и Европы от Карского моря до севера Великобритании и у берегов Америки от острова Элсмир до Нью-Йорка. Растет фукус двусторонний в местах с более сильным движением воды и глубже, чем фукус пузырчатый. Развитие органов размножения и созревание гамет происходят у фукуса двустороннего на две-три недели раньше.

Фукус исчезающий произрастает в Тихом океане от Приморского края, северной части Хонсю и севера Калифорнии до Чукотского и

Восточно-Сибирского морей. Растет он в нижнем и среднем горизонтах литорали, в Арктике — в верхней сублиторали. Гаметы созревают летом.

Род *аскофиллум* (Ascophyllum) включает один вид — *аскофиллум узловатый* (A. nodosum). Слоевище его, достигающее 1—1,5 *м* в длину, имеет длинные редкодихотомически-ветвящиеся ветви, на которых попеременно или супротивно расположены более короткие ветви. Рецептакулы развиваются как короткие булавовидные веточки по бокам крупных; при созревании гамет они раздуваются на вершине и становятся похожими на крупные ягоды. Слоевища у аскофиллума раздельнополые. Мужские экземпляры более темной окраски, с менее округлыми ветвями и более мелкими рецептакулами. Веточки-рецептакулы появляются на слоевищах с середины июля до конца октября, тогда же в них развиваются проспоры и гаметофиты. Первые гаметангии возникают в конце декабря, гаметы созревают в июне, и в течение месяца происходит их выход. Аскофиллум растет в нижнем и отчасти в среднем горизонте литорали и в верхней сублиторали (в Белом море). Распространен аскофиллум у берегов Азии и Европы от Карского моря до Португалии и у берегов Америки от Баффиновой Земли до штата Нью-Джерси (США).

Семейство цистозейровые (Cystoseiraceae)

Слоевище цистозейровых кустистое, прикрепляется к грунту диском или реже ризоидами. Рост ветвей идет посредством верхушечной клетки, имеющей вид трехгранной усеченной пирамиды. Сердцевина образована плотно сомкнутыми рядами клеток. В оогониях развивается по одной яйцеклетке. Ветви, в отличие от саргассовых, никогда не развиваются из пазух «листьев». «Листья» на ветвях имеются или отсутствуют.

У водорослей из рода *цистозейра* (Cyctoseira) воздушные пузыри однокамерные, без поперечных перегородок. Ветви цилиндрические или многогранные, с «листьями» или без них. В морях СССР виды рода цистозейра произрастают в Черном, Японском и Охотском морях и у Курильских островов. В Черном море растут *цистозейра косматая* (C. crinita, рис. 143, *7*) и *цистозейра бородатая* (C. barbata, рис. 143, *6*). Цистозейра косматая выделяется среди цистозейр, растущих в морях СССР, тем, что от диска, которым слоевище прикрепляется к грунту, отходит несколько вертикальных стволов (до 20). Длина стволов составляет $^2/_3$ длины слоевища, достигающей 0,5—1,2 *м*. Пузыри одиночные, некоторые из них вильчато-рассеченные или с боковыми выростами. Рецептакулы обоеполые с выступающими бородавчатыми концептакулами и короткими шипиками по бокам. Развиваются рецептакулы на слоевище дважды в год — весной и осенью. Ветви, несущие рецептакулы, после выхода гамет разрушаются. Растет цистозейра косматая в открытых и полузащищенных местах на глубине до 10—15 *м*. Она распространена в Средиземном и Черном морях, кроме мелководной северо-западной части последнего.

У цистозейры бородатой от диска отходит, как правило, один высокий ствол, который у старых экземпляров становится шероховатым. Слоевище достигает в длину 1,7 *м*. Воздушные пузыри одиночные или собраны цепочками, располагаются они на конечных веточках или на верхних междоузлиях. Растения обоеполые; рецептакулы у них без шипиков, с гладкой, слегка волнистой поверхностью, развиваются дважды в год — весной и осенью. После выхода гамет ветви с рецептакулами разрушаются. Цистозейра бородатая растет в Атлантическом океане у южного берега Пиренейского полуострова, в Средиземном и Черном морях, иногда встречается в Азовском море у южного берега.

Цистозейра толстоногая (C. crassipes), произрастающая в дальневосточных морях СССР, имеет слоевища иного облика, чем предыдущие виды. Ствол у нее короткий и несет на верхнем конце короткие и толстые, иногда булавовидные, многолетние ветви, на которых вырастают длинные ветви неограниченного роста с короткими боковыми веточками. Слоевище в длину достигает 2—6 *м*. В нижней части слоевища бывают узкие «листья» без ребер. Воздушные пузыри одиночные или цепочками располагаются на конечных ветвях. Слоевища цистозейры толстоногой раздельнополые. Гаметангии созревают на юге ареала в июне, на севере — в августе.

Цистозейра толстоногая растет на камнях и скалах в нижнем горизонте литорали и в сублиторали на глубине до 25 *м* в открытых и полузащищенных местах. Распространена она у берегов Азии от северо-восточного побережья Корейского полуострова до материкового побережья Охотского моря и от северо-восточной части острова Хонсю до острова Уруп (Курильские острова). У побережья Северной Америки цистозейра толстоногая произрастает от южной части Берингова моря до штата Вашингтон (США).

Род *хормофиза* (Hormophysa) включает единственный вид *хормофиза трехгранная* (H. triquetra), широко распространенный в тропических морях. Его нередко относят к роду цистозейра. Отличие заключается в том, что у хормо-

физы ветви с широкими пластинчатыми краями, расходящимися по радиусам на три стороны.

Род *халидрис* (Halidrys) отличается от рода цистозейра стручковатыми воздушными пузырями, поделенными внутри поперечными перегородками на камеры, а также слегка уплощенными ветвями, расположенными большей частью в одной плоскости. У атлантических берегов Европы от севера Норвегии до Португалии распространен *халидрис стручковатый* (H. siliquosa).

Семейство саргассовые (Sargassaceae)

У этих водорослей слоевище кустистое, прикрепляется к субстрату диском, реже ризоидами. Все выросты — ветви, воздушные пузыри и рецептакулы — растут из пазух «листьев», которые могут быть широкими с ребром или без него или шиловидными. Когда «листья» разрушаются, то в основании ветвей или других выростов остается короткий шип. Воздушные пузыри всегда одиночные и располагаются на конечных веточках. Сердцевина ветвей образована плотно сомкнутыми рядами клеток, только в старых побегах она разрушается и образуется полость с рыхлопереплетенными нитями. Ветви растут посредством верхушечной клетки, имеющей вид трехгранной усеченной пирамиды. Оогонии содержат по одной яйцеклетке. При созревании они выходят из концептакула, но остаются прикрепленными к оогонию слизистым стебельком. В таком положении происходит оплодотворение, дробление зиготы и развитие проростка до начала образования ризоидов, после чего они отделяются.

У водорослей из рода *саргассум* (Sargassum) «листья» пластинчатые с продольным ребром или без него или шиловидные (рис. 143, *8*). Ствол короткий, от верхней его части отходят длинные ветви, несущие рецептакулы, эти ветви ежегодно отмирают. В тропических морях есть виды, у которых все слоевище однолетнее. Представители рода саргассум распространены в основном в тропических и субтропических морях, отдельные виды заходят в теплые воды морей умеренных поясов. Саргассум используют для получения альгинатов, отдельные виды, имеющие нежесткие ветви, употребляют в пищу. В СССР виды рода саргассум растут в дальневосточных морях. Наиболее часто встречаются несколько видов.

Саргассум бледный (S. pallidum) прикрепляется к грунту конусовидным диском, ствол у него грубый, с широко расставленными ветвями. Широкие «листья» с ребром; в основании слоевища они бывают овальными или удлиненными (длиной до 15 *см*). Выше по слоевищу «листья» становятся мельче и уже, вплоть до шиловидных. В условиях сильного движения воды крупные листья не развиваются. Воздушные пузыри шаровидные. Растения у этого вида раздельнополые. Выход гамет в заливе Петра Великого происходит с конца июня до начала августа, на севере Татарского пролива он продолжается до сентября. Длина слоевищ достигает 2—4,5 *м*. Этот вид растет в сублиторали на глубине до 20 *м*, иногда встречается в нижнем горизонте литорали.

Саргассум бледный распространен в Желтом и Японском морях, у Тихоокеанского побережья Японии, вдоль юго-восточного берега Сахалина и у южных Курильских островов до острова Итуруп.

Слоевище *саргассума Миябе* (S. miyabei) прикрепляется к грунту слегка расширенным основанием ствола и ризоидами, которые по всей своей длине прилегают к грунту. При неаккуратном сборе растений ризоиды легко обламываются и остаются на грунте; при этом кажется, что слоевища прикрепляются диском, как у других видов. Саргассум Миябе отличается еще коротким стволом и мелкими (длиной до 13 *мм*) клиновидными «листочками», густо покрывающими молодые побеги. Воздушные пузыри у саргассума Миябе эллипсоидные, с острым кончиком. Растения раздельнополые, рецептакулы мужских растений длиннее женских. Выход гамет у саргассума Миябе, растущего в заливе Петра Великого, происходит в июне — июле, на севере Татарского пролива он продолжается до октября. Растет саргассум Миябе в открытых и полузащищенных местах в нижнем горизонте литорали и в сублиторали. Этот вид встречается в северной половине Японского моря, включая остров Хоккайдо, у юго-восточного побережья Сахалина и южных Курильских островов до острова Итуруп.

Своеобразные виды рода саргассум живут в Саргассовом море. В основном там преобладают *саргассум плавающий* (S. fluitans) и *саргассум погруженный* (S. natans). Для обоих видов характерно отсутствие органов прикрепления, рецептакулов и какой-либо главной оси. Слоевища этих и других видов рода саргассум образуют спутанную массу, плавающую у поверхности.

Род *турбинария* (Turbinaria, рис. 143, *9*) довольно обычен в тропических морях. Для его представителей характерны мясистые листья, расширяющиеся кнаружи в виде конуса. К грунту слоевище турбинарии прикрепляется маленьким диском и жесткими слабо разветвленными ризоидами. В прибойных местах молодые слоевища представлены слабо разветвленными цилиндрическими побегами и внешне не имеют ничего общего с более крупными слоевищами.

У берегов Японии и южной половины Японского моря, включая залив Петра Великого, у берега на малой глубине часто встречается представитель рода *коккофора* (Coccophora) — *коккофора Лангсдорфа* (C. langsdorfii). Она выделяется среди других водорослей прутовидными побегами высотой до 0,5 *м*, отходящими от короткого сильно разветвленного ствола с широким диском при основании. Весной и в начале лета побеги коккофоры покрыты крохотными чешуевидными треугольными «листьями».

На вершинах ветвей на коротких веточках расположены грушевидные пузыри, которые одновременно служат рецептакулами. Растения раздельнополые. Гаметы выходят в конце мая и в июне, после этого рецептакулы и несущие их веточки разрушаются, и слоевище преобразуется. Ребра крохотных чешуевидных «листьев» вырастают в нитевидные слабодихотомически-ветвящиеся веточки длиной до 4—15 *см*, отходящие перпендикулярно к ветвям. В связи с этим в конце лета и зимой длинные побеги коккофоры выглядят пушистыми.

По мере развития новых рецептакулов нитевидные веточки опадают. Яйцеклетки коккофоры используют в научных исследованиях для выяснения механизмов, определяющих развитие растений.

ОТДЕЛ КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ (RHODOPHYTA)

Красные водоросли, или багрянки,— самая обширная среди донных морских водорослей и чрезвычайно своеобразная группа. Насчитывают более 600 родов и около 4000 видов багрянок.

Своеобразие их заключается прежде всего в наборе пигментов.

Наряду с двумя хлорофиллами (*a* и *b*), двумя каротинами (α и β) и несколькими ксантофиллами они содержат специфические пигменты билипротеины — красный фикоэритрин и синий фикоцианин, обнаруженные еще лишь у синезеленых и, возможно, пирофитовых водорослей. Различное сочетание этих пигментов определяет окраску багрянок, которая меняется от ярко-красной до голубовато-зеленой и желтой. Продуктом ассимиляции у них служит так называемый багрянковый крахмал, отличающийся от крахмала цветковых растений и близкий к амилопектину и гликогену.

Представители отдела в подавляющем большинстве многоклеточные организмы сложного морфологического и анатомического строения, и только очень немногие, наиболее примитивные, имеют слоевище одноклеточное или колониальное. Большинство багрянок крупные растения, достигающие в длину от нескольких сантиметров до метра, но среди них немало и микроскопических форм.

Багрянки обладают сложным, не встречающимся у других водорослей циклом развития, своеобразным строением женского органа размножения — оогония и сложными процессами развития зиготы. Подвижные стадии в цикле развития полностью отсутствуют, их споры и гаметы лишены жгутиков.

Подавляющее большинство красных водорослей обитает в морях, и только очень немногие встречаются в пресных водах.

Небольшая группа примитивных форм объединена в класс бангиевых, остальные составляют класс флоридеевых.

ВНЕШНЯЯ ФОРМА ТЕЛА КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Внешне слоевища красных водорослей весьма разнообразны, часто красивы и причудливы (табл. 20—23). Здесь можно встретить формы нитевидные и пластинчатые, цилиндрические и корковидные, пузыревидные и кораллоподобные, в разной мере рассеченные и разветвленные.

Нитевидные слоевища могут быть очень тонкими, волосовидными, состоящими из однорядных клеточных нитей, как, например, у некоторых *немалиевых* и *церамиевых*. У многих багрянок нити более грубые. Они имеют более сложное строение и состоят из нескольких рядов клеток. Многим багрянкам со сложным анатомическим строением свойственны цилиндрические слоевища. Они бывают плотные или с полостью внутри, слизистые, хрящеватые или кожистые, в виде шнуров или обильно разветвленных кустиков. Большого разнообразия достигают пластинчатые формы. Встречаются пластины цельные и сложно рассеченные, с дополнительными выростами по краю и по поверхности. Нередко на специальных выростах развиваются органы размножения. Мелкие бородавчатые выросты обычно называют папиллами, более крупные, напоминающие по форме основные ветви,— пролификациями. Нежные пластины *делессериевых* имеют листообразную форму и пронизаны «нервами» и «ребрами», напоминающими жилкование листьев цветковых растений.

Водоросли, слоевище которых построено в виде корок или пленок, покрывают камни

или другие водоросли, плотно прирастая к ним. А семейство *коралликовых* (Corallinaceae) характеризуется тем, что их ткани частично или полностью пропитаны известью. Форма этих водорослей отличается чрезвычайным разнообразием.

У кустистых кораллиновых слоевище состоит из пропитанных известью члеников, соединенных между собой короткими некальцинированными участками. Встречается здесь большое число кораллоподобных форм и просто корок, плотно обволакивающих субстрат.

Многообразие внешней формы красных водорослей во многом определяется ветвлением — количеством ветвей, их формой, размерами и характером расположения. Основной тип ветвления, встречающийся у большинства багрянок, — моноподиальный. При этой системе ветвления главная ось не прекращает роста, а образует ниже своей точки роста боковые ветви. Реже, но все-таки встречаются здесь и другие типы ветвления — симподиальное и дихотомическое. При симподиальном ветвлении главная ось прекращает свой рост или сдвигается вбок, а ее место занимает боковая ветвь, растущая в направлении главной оси. При дихотомическом точка роста разделяется на две новые, дающие одинаково развитые ветви. Нередко у дихотомически-разветвленных растений в большом количестве развиваются дополнительные боковые ветви. К таким вторичным боковым ветвям относятся и пролификации, как, например, у *хондруса* (табл. 21, *2*) и многих других.

Ветви красных водорослей делятся на две категории. Одни — это основные длинные ветви, которые растут в длину в течение всего периода роста растения, называют их ветвями неограниченного роста. Другие растут только до определенного предела и всегда остаются более или менее короткими — это ветви ограниченного роста. Расположение ветвей может быть самым разнообразным — беспорядочным, по спирали, мутовчатым. Очень часто в разных группах багрянок можно встретить расположение ветвей в одной плоскости. Поочередное или супротивное отхождение веточек только с двух сторон главных ветвей придает слоевищу перистый вид (табл. 23).

Свойственно красным водорослям и дорсовентральное строение. При таком строении основные ветви стелются по субстрату. На одной стороне стелющихся ветвей развиваются ризоиды, служащие для прикрепления к субстрату, на противоположной стороне — вертикальные побеги.

Кроме обычных ветвей, у красных водорослей имеются разные специализированные веточки. Так, в порядке церамиевых очень распространены так называемые т р и х о б л а с т ы, которые состоят из однорядных разветвленных или неразветвленных клеточных нитей, обычно слабо окрашенных или совсем бесцветных. Располагаются такие веточки в верхней части слоевища и относятся к числу временных образований.

Флоридеевые из разных порядков обладают своеобразными закрученными или серповидно-изогнутыми веточками, которыми они цепляются за другие растения или ветви того же растения. Называют такие веточки усиками, так как они, подобно усикам высших растений, делают вокруг ветви, с которой соприкасаются, несколько спиральных витков. Усики отличаются от соседних ветвей и анатомическим строением. Наружные ткани их более сильно развиваются на выпуклой стороне, благодаря чему происходит закручивание. Поверхностные клетки усика в точках соприкосновения с другими ветвями вытягиваются в ризоиды, которые помогают прикреплению к последним.

Соединение или срастание ветвей как одного, так и разных растений происходит и у тех багрянок, которым несвойственно образование усиков. Оно обеспечивается развитием ризоидов, которые растут навстречу друг другу от обеих вступающих в соприкосновение поверхностей.

СТРОЕНИЕ СЛОЕВИЩА КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

При всем многообразии внешней формы красные водоросли отличаются единым планом строения слоевища — в основе его у всех многоклеточных багрянок лежит клеточная разветвленная нить. Паренхимный тип организации здесь фактически отсутствует. Единственный пример паренхимного слоевища мы находим в классе бангиевых — у *порфиры* и *бангии.*

Слоевище бангиевых. Наиболее просто устроенным слоевищем обладают представители класса бангиевых. Только здесь встречаются одноклеточные формы. Они растут в виде одиночных клеток или колониями. Самые простые колонии — это бесформенные скопления клеток, соединенные общей слизью, подобные тем, какие образует *порфиридиум* (Porphyridium, рис. 149, *1*). Постепенно у колониальных форм намечается тенденция к нитевидному росту: клетки, заключенные в общую слизистую трубку, располагаются в один или несколько рядов.

Нитчатые колонии *астероцитиса*(Asterocytis), *гониотрихума* (Goniotrichum) бывают неразветвленными или ветвятся по типу ложного ветвления (рис. 149, *3*, *4*). Ложным его называют потому, что возникновение ветвей не связано с боковым ростом клеток нитей.

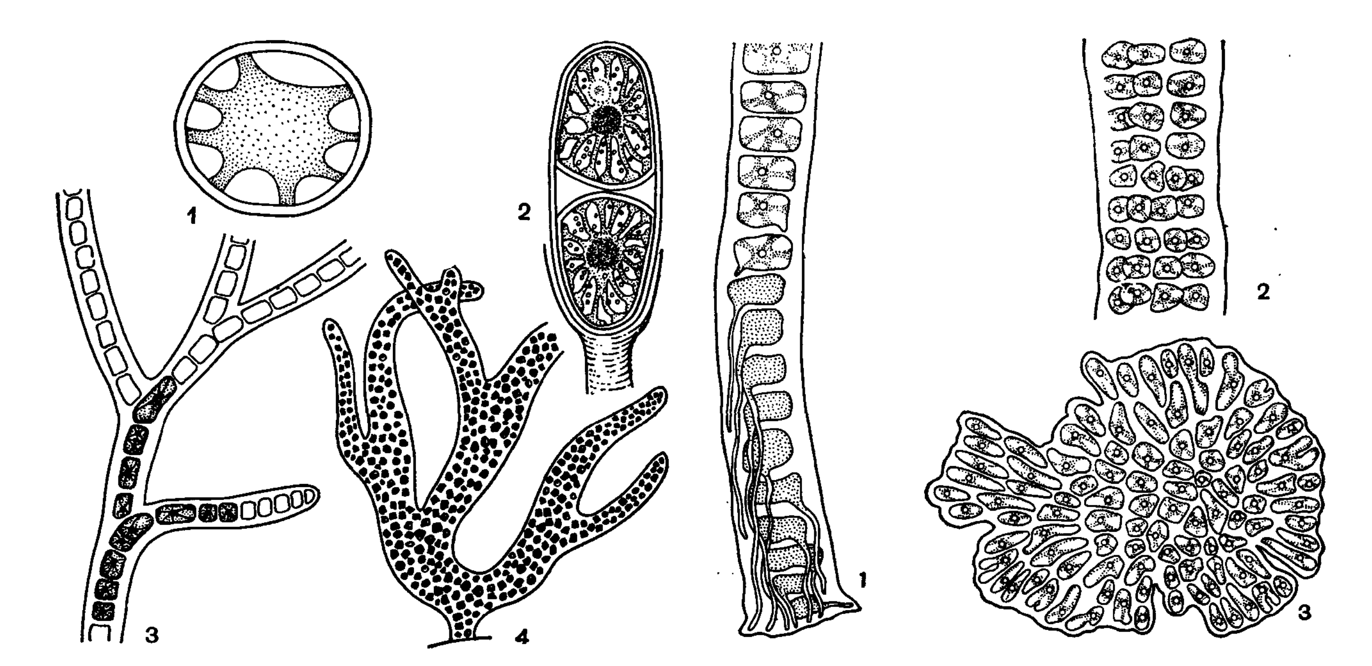


Рис. 149. Бангиевые:

1 — Porphyridium; *2* — Chroothece; *3—4*— однорядные и многорядные нитчатые колонии Goniotrichum.

Рис. 150. Строение бангиевых:

1, 2 — Bangia (*1* —основание растения с ризоидами, *2* — часть многорядной нити); *3* —Erythrocladia.

Слоевище нитчатых бангиевых может быть вертикальным или стелющимся. Стелющиеся нити обычно ветвятся и образуют на субстрате рыхлую или более или менее плотную пластину неправильных очертаний, как у *эритрокладии* (рис. 150, *3*). Если нити расположены плотно, то такая пластина напоминает паренхимную.

Большинство бангиевых относится к прямостоячим организмам. Усложнение в строении вертикальной нити заключается в том, что клетки приобретают способность делиться в нескольких плоскостях, в результате чего однорядная нить преобразуется в многорядную, как, например, у бангии (рис. 150, *1*, *2*).

Кроме нитчатых форм, среди бангиевых имеется группа водорослей пластинчатого строения. Пластинчатые формы могли образоваться в результате усложнения нитчатых. Приобретение клетками способности делиться в двух плоскостях — поперечной и продольной — привело к преобразованию однорядной нити в однослойную пластину паренхимного строения. Если деление происходит в трех плоскостях, образуется двухслойная пластина. Такое строение мы находим у порфиры, наиболее высокоорганизованной водоросли в классе бангиевых (табл. 20, *1*). Но наряду с этим пластинчатое вертикальное слоевище могло возникнуть и из стелющейся структуры, подобной эритрокладии: вначале пластина становится многослойной, затем верхний клетчатый слой в ней отделяется с образованием мешковидной структуры, которая, разрываясь, растет дальше как однослойная пластина. Так формируется слоевище *порфиропсиса*.

Вместе с усложнением самого слоевища у вертикальных форм усложняется и строение органа прикрепления. Вначале базальная клетка почти не меняет формы и не отличается от остальных клеток, затем у нее появляются выросты, которые создают уже специальный орган прикрепления.

У наиболее высокоорганизованных форм ризоидные выросты отходят не только от базальной клетки, но и от соседних клеток слоевища (рис. 150, *1*). Нередко их образуется так много, что вместе они складываются в массивную подошву, как, например, у порфиры.

Рост у бангиевых диффузный, т. е. происходит в результате деления всех клеток слоевища.

Слоевище флоридеевых. В отличие от бангиевых, все представители класса флоридеевых — многоклеточные организмы. Тело их представляет собой более или менее сложную систему разветвленных нитей. Паренхимный тип организации у них отсутствует. В наиболее простом случае слоевище состоит из свободных однорядных клеточных нитей. Эта структура свойственна немногим флоридеевым. Ею обладают примитивные представители порядка *немалиевых* (рис. 151, *1*) и некоторые просто организованные *церамиевые* (рис. 182, *1—3*),

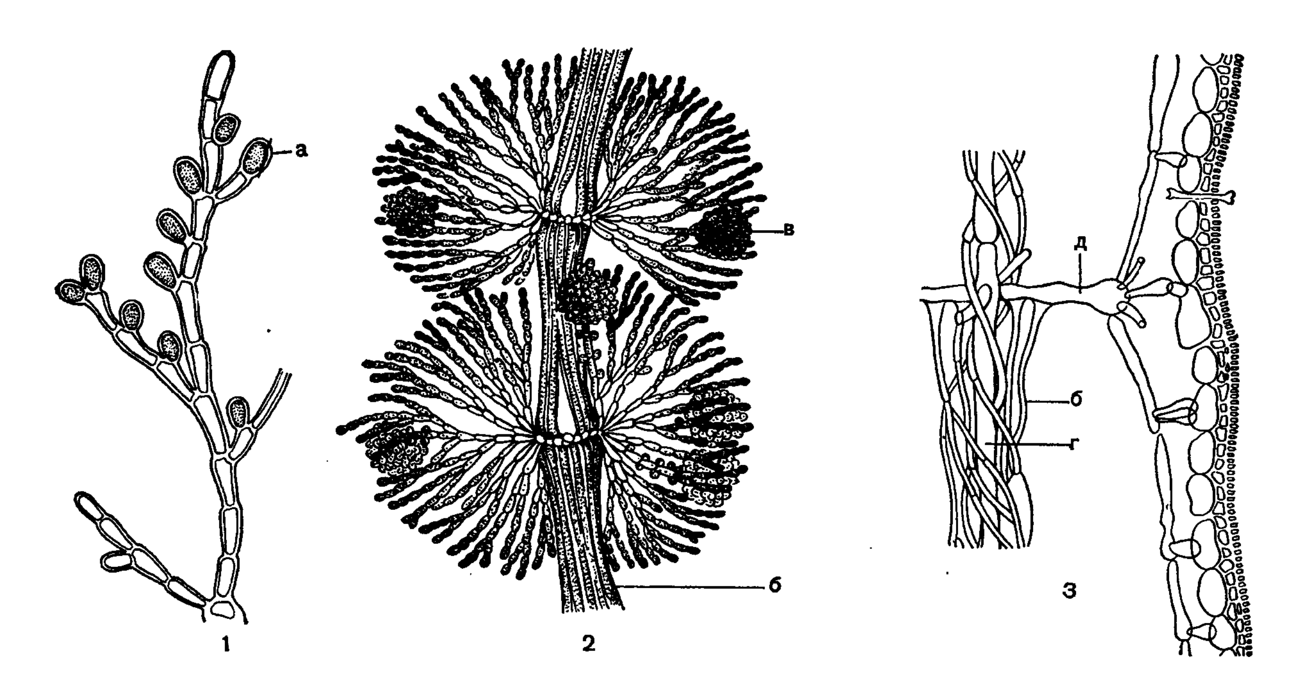


Рис. 151. Эволюция структуры флоридеевых: *1* — Kylinia; *2* — часть слоевища Batrachospermum; *3* — продольный срез через слоевище Lemanea: *а* — моноспоры, *б* — ризоиды, *в* — гонимобласт, *г* — центральные клетки, *д* — перицентральная клетка.

которые произошли, вероятно, непосредственно от первых. Водоросли, слоевище которых построено из свободных однорядных нитей,— преимущественно мелкие организмы, живущие на других водорослях и животных. Многим из них свойственно разнонитчатое строение. Стелющиеся по субстрату нити обычно отличаются по строению от вертикальных и имеют вид свободно расположенных нитей или собраны в плотные пластины. У некоторых из нитчатых форм стелющаяся часть не развивается, и они прикрепляются к грунту одной базальной клеткой.

В процессе эволюции свободно-нитчатое строение претерпело ряд изменений, в результате которых сформировалась сложная анатомическая структура большинства багрянок. Первым шагом в усложнении однорядного нитчатого слоевища было возникновение большого числа коротких и обильно разветвленных боковых веточек, подобно тому, как это происходит у *батрахоспермума*. Нередко эти боковые веточки отходят супротивно или мутовчато, по нескольку от каждой клетки. В отличие от основных ветвей они растут в длину только до определенного предела и поэтому являются ветвями ограниченного роста. У своей вершины веточки ограниченного роста разветвляются более густо, чем в нижней части, в месте своего отхождения (рис. 151, *2*). У многих багрянок с таким строением слоевище сильно пропитывается студенистым веществом, которое скрепляет все многочисленные веточки, в результате чего формируется компактное слоевище с довольно рыхлым строением, имеющее вид слизистых шнуров. В дальнейшем по мере усложнения строения веточки ограниченного роста усиленно ветвятся и разрастаются таким образом, что смыкаются друг с другом, образуя вокруг центральной части плотный периферический слой. При этом студенистое вещество теряет значение скрепляющего ветви материала и развивается в незначительной степени (рис. 151, *3*). Таким образом формируется кора багрянок. При плотном строении только клетки, расположенные у поверхности слоевища, способны воспринимать свет и участвовать в фотосинтезе и ассимиляции. В отличие от внутренних клеток слоевища, они интенсивно окрашены и имеют более мелкие размеры, так как представляют собой конечные разветвления ветвей ограниченного роста. Этот ассимиляционный слой часто называют внешней корой, тогда как глубже расположенные части веточек ограниченного роста называют внутренним коровым слоем.

Кора всех багрянок имеет одно происхождение, но в процессе эволюции у разных форм она приобрела свои морфологические особенности, которые складываются из размеров клеток, слагающих ветви ограниченного роста, степени их разветвленности, плотного или рыхлого расположения ветвей. У более высокоорганизованных форм коровые нити укорачиваются

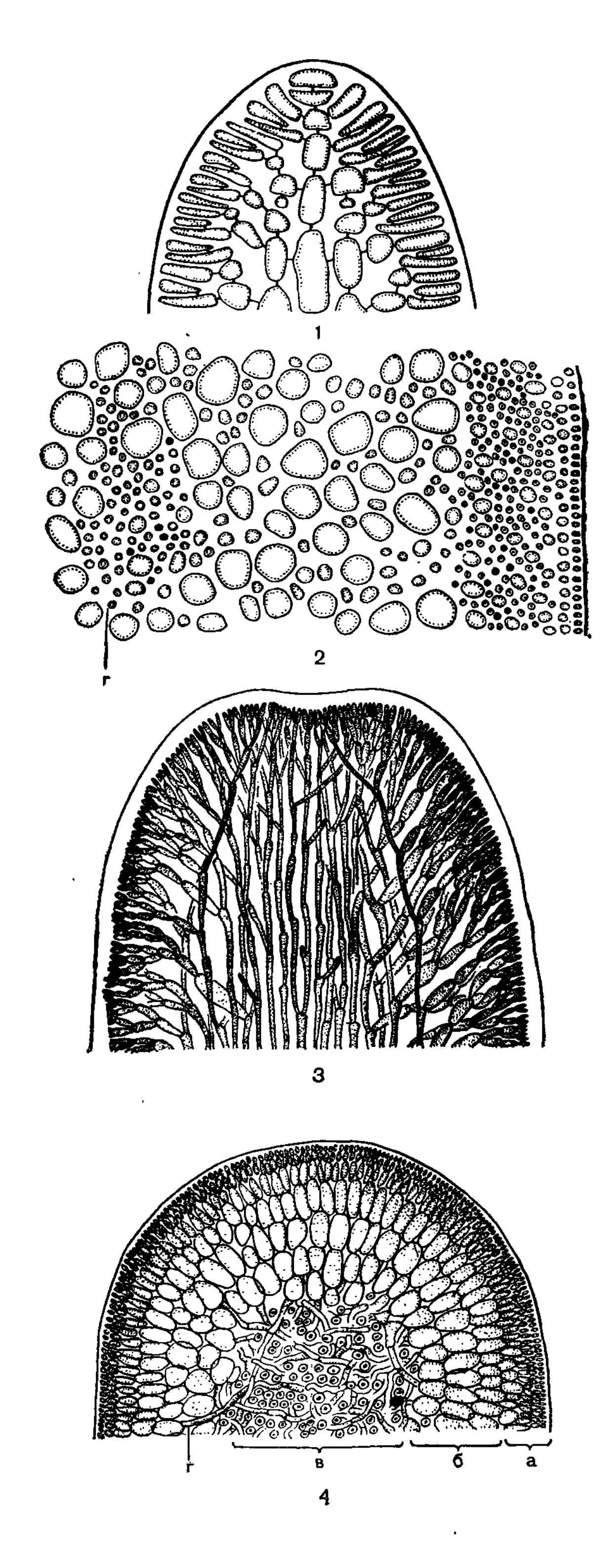


Рис. 152. Строение Gelidium (*1*, *2*) и Furcellaria (*3*, *4*):

1 — продольный срез через вершину веточки Gelidium; *2* — поперечный срез слоевища Gelidium; *3* — продольный срез через вершину Furcellaria; *4* — поперечный срез слоевища Furcellaria: *а* — внешняя кора, *б* — внутренняя кора, *в* — пучок центральных нитей, *г* — ризоиды.

и плотнее прилегают друг к другу, так что общее строение корового слоя упрощается и становится похожим на паренхимное. Вследствие этого первоначальная нитчатая структура различается с большим трудом. И только у вершины слоевища, вблизи точки роста, можно увидеть, как центральные осевые клетки отчленяют от себя боковые клеточные нити, не сообщающиеся с соседними, а только близко примыкающие к ним (рис. 152, *1*, *2*).

Сложная анатомическая структура многих красных водорослей создается в значительной степени за счет особых ризоидных нитей. Уже у форм со свободным нитчатым строением можно наблюдать, как от нижних клеток ветвей ограниченного роста при их возникновении отходят ризоидные нити, или гифы, имеющие вид узких клеток с толстой оболочкой, которые растут не в бок, а тянутся вдоль осевых нитей по их поверхности (рис. 151, *2*, *3*). В дальнейшем по мере усложнения организации слоевища степень развития ризоидов увеличивается. Это можно проследить у багрянок и с рыхлым и с плотным строением. Нередко они развиваются настолько, что заполняют всю внутреннюю часть слоевища вокруг основных осевых нитей и клеток внутренней коры (рис. 152, *2*; 153, *2*).

В анатомическом строении флоридеевых различают два основных типа — одноосевой и многоосевой. При одноосевом типе, или, как его еще называют, центральнонитчатом, в основе строения слоевища лежит единственная однорядная клеточная нить с боковыми веточками ограниченного роста (рис. 151; 152, *1*, *2*). При многоосевом типе центральная ось слоевища состоит из пучка параллельно идущих нитей. Их расположение напоминает струи воды в фонтане, поэтому этот тип организации называют также фонтанным (рис. 152, *3*, *4*). Нити пучка могут располагаться плотно в центре слоевища или кольцом, и тогда в центре остается полость, как, например, у *родимениевых*. Каждая из нитей центрального пучка растет посредством апикальной клетки и отчленяет в бок веточки ограниченного роста.

Тот или иной тип организации характерен для определенных групп водорослей. В одних случаях одинаковое строение имеют представители целых порядков. Все родимениевые многоосевые, тогда как порядки церамиевых и *гелидиевых* построены по одноосевому типу. В остальных порядках представлены оба типа строения, и здесь характер строения выступает уже как признак семейства. Иногда, как показали наблюдения за развитием некоторых водорослей, растения одного и того же вида формируются как по одноосевому, так и по многоосевому типу.

В основе строения многих флоридеевых лежит разнонитчатая организация. Более всего она выражена у немалиевых и *криптонемиевых*. При прорастании спор у водорослей этих порядков вначале образуется стелющаяся структура, от которой позднее возникают более или менее многочисленные вертикальные нити. Позднее из отдельных вертикальных нитей при одноосевом строении и из группы нитей при многоосевом формируется слоевище этих багрянок.

Разнонитчатую организацию можно различить, хотя и в несколько измененной форме, также в порядках *гигартиновых* и родимениевых. Только у церамиевых стелющаяся часть полностью отсутствует. По-видимому, разнонитчатая структура представляет собой самый примитивный тип организации, и в процессе эволюции наибольшее развитие получает система вертикальных нитей, тогда как стелющаяся часть постепенно редуцируется. Такое же направление морфологической эволюции показывают и бурые водоросли.

В отличие от бангиевых, у которых, как уже говорилось, в росте в длину участвуют все клетки, флоридеевые характеризуются апикальным ростом. Осевые нити, из которых слагается слоевище флоридеевых, растут в длину в результате деятельности верхушечной, или апикальной, клетки. У многих багрянок верхушечную клетку можно отличить от остальных по куполообразной форме и более крупным размерам, тогда как у некоторых других она не отличается по внешнему виду от нижележащих.

У багрянок, построенных по одноосевому типу, имеется одна апикальная клетка, при фонтанном типе организации их несколько. Апикальные клетки делятся поперечными перегородками и отчленяют вниз один ряд клеток, которые по своему положению в слоевище являются центральными. Апикальные клетки некоторых высокоорганизованных багрянок имеют две или три отчленяющиеся поверхности. В этом случае при делении клеточные перегородки располагаются косо по отношению к продольной оси, и от одной апикальной клетки отчленяется уже не один, а два-три ряда сегментов. Образовавшиеся центральные сегменты отделяют вбок две или четыре клетки, которые располагаются вокруг них или двусторонне. Это так называемые перицентральные клетки, которые у большинства флоридеевых функционируют как апикальные клетки боковых ветвей ограниченного и неограниченного роста. Отчленив от себя перицентральные клетки, центральные в дальнейшем уже не подвергаются делению ни поперечными, ни продольными перегородками и их рост осуществляется только за счет вытягивания в длину (рис. 152, *1*). Исключение из общего правила составляют некоторые кораллиновые и делессериевые, у которых встречаются интеркалярные клеточные деления. В результате такого способа роста внутренние клетки слоевища большинства багрянок, даже с плотным псевдопаренхимным строением, обычно длинные и крупные, в то время как клетки, расположенные ближе к периферии, становятся короче и мельче.

Часто бывает весьма легко определить, по какому типу — одноосевому или многоосевому — построено слоевище тех или иных багрянок. Но иногда это сделать почти невозможно, так как в построении слоевища принимает участие особая ткань — меристема. Иными словами, кроме апикальных, в росте слоевища участвуют многие клетки. У форм с плотным слоевищем в качестве меристемы функционирует обычно поверхностный слой внешней коры, образованный апикальными клетками веточек ограниченного роста. У видов с цилиндрическим слоевищем действует верхушечная меристема, у уплощенных форм — краевая. Участие в росте меристемы, по-видимому, следует считать вторичным явлением, возникшим на основе одноосевого и многоосевого типов строения. Кроме того, первоначальная структура может сильно затемняться благодаря развитию внутри слоевища многочисленных ризоидных нитей (рис. 153, *1*, *2*).

Процесс формирования слоевища — порядок отчленения клеток, количество перицентральных клеток и т. д.— отличается большой сложностью, но у разных групп багрянок характеризуется постоянством и специфичностью, поэтому принцип организации слоевища в каждом порядке целесообразно рассмотреть отдельно.

Говоря о строении органов прикрепления флоридеевых, следует различать их первичную и вторичную структуру. Первичный орган прикрепления формируется на начальных этапах прорастания, тогда как вторичный характеризует уже взрослое, сформированное растение. В его создании участвуют многие клетки нижних частей слоевища, и он может иметь совсем другое строение по сравнению с первичным. У форм разнонитчатого строения роль органа прикрепления играет стелющаяся структура, состоящая, как известно, из рыхлорасположенных нитей или из плотной клеточной пластины. Когда стелющаяся часть не развивается, базальная клетка проростка образует вниз выросты, или первичные ризоиды. Из них развиваются многообразные структуры, служащие для прикрепления взрослых растений. Многие флоридеевые, особенно среди церамиевых, прикрепляются одноклеточными, короткими или длин-

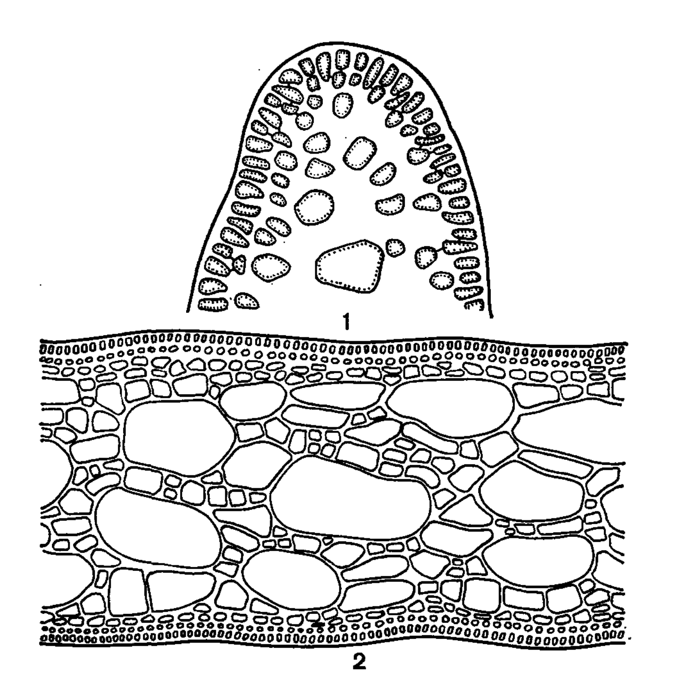


Рис. 153. Строение Callophyllis:
1 — вершина веточки; *2* — поперечный срез слоевища.

ными, ризоидами, расширяющимися при соприкосновении с субстратом в присоску. У других базальная часть состоит из многоклеточных побегов. Очень часто орган прикрепления представляет собой дисковидную подошву, имеющую клеточное или ризоидное строение. Весьма распространено у флоридеевых образование стелющихся побегов, напоминающих столоны высших растений, с многочисленными выростами-присосками, которыми растение прикрепляется к субстрату.

Дополнительные ризоиды могут развиваться и на вертикальных ветвях, особенно в условиях, где требуется усиленное прикрепление, например на прибойных скалах.

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Своеобразие внутриклеточного строения красных водорослей складывается как из особенностей обычных клеточных компонентов, так и из наличия специфических внутриклеточных включений.

Клеточные оболочки. В клеточных оболочках красных водорослей хорошо различаются два слоя: внутренний, состоящий из целлюлозы, и наружный, построенный пектиновыми соединениями. У форм с грубым жестким слоевищем снаружи клеточных стенок развивается тонкий слой кутикулы. По составу и строению кутикула багрянок отличается от кутикулы высших растений. Так, например, у порфиры она образуется в результате сгущения молекул моносахарида маннозы. У мягких слизистых форм кутикула отсутствует.

Пектиновые вещества красных водорослей представляют собой соли кальция и магния особых пектиновых кислот. Они обладают способностью растворяться в кипящей воде с образованием слизистых растворов. К группе пектиновых веществ относятся также особые коллоидные вещества, которые содержатся в клеточных оболочках и межклетниках многих багрянок. Они представляют собой сложную смесь содержащих серу полисахаридов и носят общее название фикоколлоидов. Фикоколлоиды не растворяются в холодной воде, но хорошо растворяются в кипящей с образованием коллоидных систем. В настоящее время фикоколлоиды красных водорослей, так же как и бурых, являются самыми важными продуктами, получаемыми из морских водорослей. Поскольку эти вещества широко применяются в хозяйственной жизни человека, их химический состав достаточно хорошо изучен. Фикоколлоиды получены из многих видов, в результате установлено несколько их разновидностей. Более всего известны агар, каррагинин, нори, агароиды. Эти вещества отличаются друг от друга по составу и свойствам, но обладают общей желирующей способностью.

Присутствие коллоидных веществ обусловливает способность клеточных оболочек к сильному набуханию после отмирания, благодаря чему они с трудом поддаются окраске при исследовании.

Среди красных водорослей встречаются формы, оболочки которых обызвествлены. Сначала известь откладывается в срединной пластинке, между внешним и внутренним слоем оболочки, проникая постепенно в целлюлозный слой и более или менее сильно пропитывая его. Но даже при сильном обызвествлении внутри всегда остается тонкая мембрана, лишенная извести и отделяющая плазму от известкового слоя.

Состав известковых соединений неодинаков. У кораллиновых откладывается кальцит, у некоторых немалиевых — арагонит. Кроме того, встречаются карбонаты кальция и магния, а также железо.

Рост оболочек происходит следующим образом. Новые слои ее закладываются на вершине протопласта апикальной клетки, в то время как наружные слои по мере роста клетки постепенно разрываются. В результате вся оболочка имеет слоистое строение и, так как новые слои откладываются под определенным углом, по виду напоминает воронку.

Цитоплазма красных водорослей характеризуется большой вязкостью и плотно прилегает

к клеточным стенкам. Она очень легко подвергается плазмолизу, и поэтому красные водоросли весьма чувствительны к изменению условий внешней среды, в частности к опреснению.

Ядро. Среди красных водорослей имеется большое число форм с одноядерными клетками. Как правило, это наиболее просто организованные формы. У высокоорганизованных багрянок клетки обычно многоядерные, за исключением молодых клеток слоевища — апикальных, коровых и т. п. Одноядерные клетки ветвей ограниченного роста при определенных состояниях становятся многоядерными. Однако можно найти и такие водоросли, у которых старые клетки центральных нитей одноядерные, а окружающие их более молодые клетки, наоборот, содержат несколько ядер. Репродуктивные клетки — спермации, карпоспоры, тетраспоры — всегда с одним ядром, но яйцеклетки часто окружены многоядерными клетками, даже у форм, все слоевище которых состоит из одноядерных клеток. Ядро у красных водорослей мелкое, имеет четкую ядерную оболочку и ядрышко.

Хлоропласты. В клетках красных водорослей находится один или несколько хлоропластов. У растений класса бангиевых и у примитивных представителей наиболее низкоорганизованного порядка немалиевых имеется единственный звездчатый хлоропласт с одним пиреноидом. Он обычно занимает осевое положение в клетке и тогда состоит из центрального тела и отходящих от него во всех направлениях отростков (рис. 149, *2*). Пиреноид при осевом хлоропласте находится в его центре. Отростки, возникающие из центрального хлоропласта, могут расширяться на периферии и смыкаться между собой, образуя пристенный хлоропласт неправильной или лентовидной формы. Вероятно, пристенный хлоропласт большинства багрянок происходит от осевого в результате утраты центральной части.

Роль пиреноида у красных водорослей не очень ясна. В одних случаях его присутствие связано с отложением крахмальных зерен; в других же пиреноид встречается в клетках, не участвующих в процессах ассимиляции. У более высокоорганизованных форм пиреноид исчезает; этот процесс можно проследить уже в порядке немалиевых.

У красных водорослей, лишенных пиреноидов, хлоропласты бывают двух основных типов — лентовидные и линзовидные (или дисковидные) с многочисленными переходами между ними (рис. 154). Виды, стоящие на более низкой ступени эволюции, обладают обычно лентовидным хлоропластом; для высокоорганизованных форм, наоборот, более характерны линзовидные хлоропласты. То же самое можно сказать

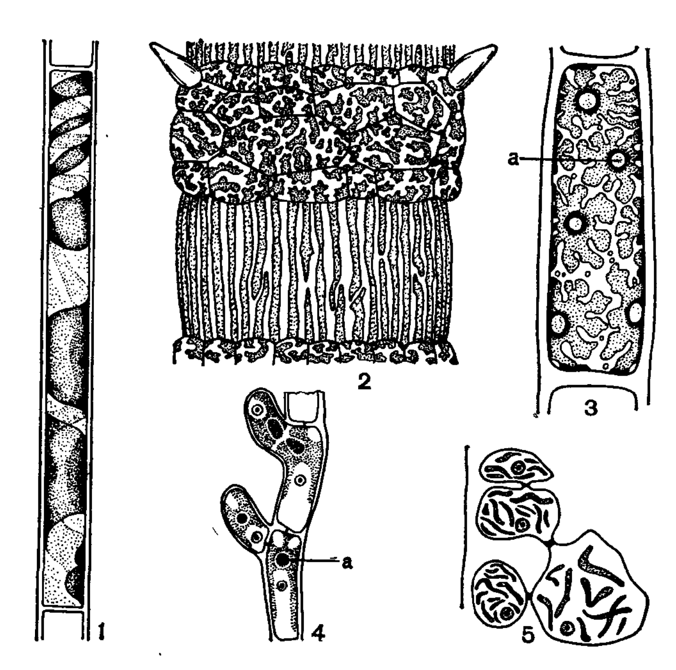


Рис. 154. Форма хлоропластов багрянок:

1 — Audouinella; *2* — Ceramium; *3—4* — Kylinia; *5* — Cystoclonium: *а* — пиреноид.

и о количестве хлоропластов — число их с усложнением организации увеличивается. Форма хлоропласта не есть нечто постоянное, она может меняться с возрастом, с условиями освещения, с изменением размеров клеток, хотя нередко крупные группы багрянок характеризуются хлоропластом определенной формы. У церамиума в крупных клетках междоузлий хлоропласты вытянутые, лентовидные, а в коротких коровых клетках на узлах — это короткие, неправильно лопастные пластинки. Размножение хлоропластов происходит путем простого перешнуровывания, как у высших растений.

По своему тонкому строению, видимому только под электронным микроскопом, хлоропласты красных водорослей почти не отличаются от хлоропластов других водорослей.

Пигменты. Багрянки отличаются сложным набором пигментов. Кроме обычных для зеленых растений, растворимых в спирту хлорофилла, каротина и ксантофилла, хлоропласты красных водорослей содержат дополнительные водно-растворимые пигменты билипротеины. Это фикоэритрин и фикоцианин. Зеленые растения, как водоросли, так и наземные, содержат две модификации хлорофилла — сине-зеленый хлорофилл *a* и желто-зеленый хлорофилл *b*. У красных водорослей найден только хлорофилл *a* — универсальный пигмент, характерный для всех растений. Кроме того, у некоторых багрянок обнаружен хлорофилл *d*, природа которого,

однако, остается до сих пор не выясненной. Зеленых пигментов у багрянок по сравнению с высшими растениями содержится немного, и обычно их маскируют дополнительные билипротеины. Замечена некоторая закономерность в изменении количества хлорофилла в зависимости от количества света. Водоросли, приспособившиеся к жизни при малой освещенности в полярных морях, обычно богаче хлорофиллом, чем водоросли южных морей. Точно так же глубоководные водоросли богаче хлорофиллом, чем растущие у поверхности воды.

Каротиноиды красных водорослей представлены α- и β-каротином и ксантофиллами лютеином, зеаксантином и, вероятно, тараксантином. Билипротеинами багрянок являются красный фикоэритрин и голубой фикоцианин. Они близки к пигментам сине-зеленых водорослей, но не идентичны им, так как отличаются по химическому составу. Как показано на многочисленных опытах, количество пигментов у багрянок возрастает с глубиной; при этом количество фикоэритрина возрастает в большей мере, чем количество хлорофилла. Каждый, кто собирал эти водоросли в природе, знает, что окрашенные в красный цвет багрянки растут на глубине и что на мелководье они меняют окраску. С увеличением количества света они становятся бледно-красными, затем желто-зелеными, соломенными и наконец полностью обесцвечиваются.

Существует теория так называемой хроматической адаптации, по которой проникновение водорослей на те или иные глубины связано с качеством света, проходящего через толщу воды. Как известно, глубже всего проникают лучи из зеленой и синей частей спектра. Красные пигменты багрянок позволяют им фотосинтезировать в синих лучах, и поэтому, согласно этой теории, они проникают на глубины, недоступные для других водорослей. Однако на практике эта закономерность наблюдается далеко не всегда. Какова же роль билипротеинов в фотосинтезе красных водорослей? В опытах было установлено, что при слабом освещении они участвуют в усиленном поглощении света. Поэтому их можно считать оптическими сенсибилизаторами. Таким образом, проникновение красных водорослей на значительные глубины правильнее объяснить их способностью усваивать малые количества света. В целом багрянки — теневыносливые организмы: слабый свет они способны использовать лучше, чем другие водоросли. Если красная окраска водорослей при слабом свете получает преимущества, то при более сильном, наоборот, интенсивность фотосинтеза багрянок ниже, чем у других водорослей, как раз благодаря наличию красных пигментов. Для защиты от сильного света у багрянок, живущих на небольших глубинах, особенно в тропических и субтропических морях, служат особые иридирующие тельца. Эти мутно-желтые неправильной формы тельца образуются в вакуолях поверхностных клеток слоевища и состоят из мелких зернышек протеиновой природы. Они обладают способностью рассеивать и отражать падающие на них солнечные лучи. При очень сильном освещении иридирующие тельца располагаются под внешней стенкой клетки, в то время как хлоропласт — на внутренней или боковой, и служат своеобразным занавесом для хлоропласта. При попадании растения в условия рассеянного света происходит взаимное перемещение и хлоропласт оказывается у внешней стенки.

Водоросли, обладающие иридирующими тельцами, имеют обычно в падающем свете голубовато-стальной блеск. У некоторых видов в клетках возникают крупные линзообразные тела, которые с понижением освещенности исчезают.

Запасные вещества. В качестве продукта ассимиляции у красных водорослей откладывается полисахарид, называемый багрянковым крахмалом. По химической природе он ближе всего к амилопектину и гликогену и, по-видимому, занимает промежуточное положение между обычным крахмалом и гликогеном. Откладывается багрянковый крахмал в виде мелких полутвердых телец различной формы и окраски. Эти тельца могут иметь форму конусов или плоских овальных пластинок с углублением на широкой поверхности. Часто на них можно видеть концентрические зоны. Зерна багрянкового крахмала образуются частично в цитоплазме, частично на поверхности хлоропластов, но они никогда не образуются внутри пластид, в отличие от обычного крахмала зеленых растений. У форм, имеющих пиреноид, последний в какой-то мере участвует в синтезе крахмала.

Кроме багрянкового крахмала, в качестве запасных веществ у красных водорослей откладываются сахара трегалоза, флоридозид, сахароза и др. У некоторых форм в изобилии встречаются многоатомные спирты. Из жиров известны холестерол, силостерол, фукостерол. Содержание жиров меняется в зависимости от условий среды.

Железистые клетки. Особенностью красных водорослей является наличие у некоторых представителей класса флоридеевых особых клеток с бесцветным содержимым, сильно преломляющим свет (рис. 155). В литературе они известны как пузырчатые, или железистые, клетки. Содержимое этих клеток у разных водорослей имеет разную природу; они заполнены ио-

дистыми, реже бромистыми, соединениями. Чаще всего железистые клетки встречаются в порядке церамиевых. У нитчатой разветвленной водоросли *антитамнион* они сидят на верхней стороне боковых ветвей (рис. 155, *1*). При их развитии сначала отчленяется маленькая линзообразная клетка, содержащая небольшое количество плазмы и мелкие красные хлоропласты. Ядро можно проследить лишь на самой ранней стадии развития. Вскоре на дне этой клетки образуется бесцветный светопреломляющий пузырь. Он растет, и вместе с ним увеличивается в размерах вся клетка. В сформировавшейся клетке бóльшая часть занята пузырем, и только в верхней части остается узкий слой плазмы с мелкими хлоропластами (рис. 155, *2—5*). Роль пузырчатых клеток не выяснена, хотя на этот счет имеется множество самых различных предположений. Их считают недоразвитыми спорангиями, хранилищем запасных веществ, «плавательными пузырями» и т. п.

Железистые клетки характерны для определенных групп водорослей и поэтому служат важным таксономическим признаком.

Волоски. Образование волосков — широко распространенное явление в классе флоридеевых. Настоящие волоски багрянок следует отличать от волосовидных ветвей или ложных волосков. У видов с однорядным нитчатым слоевищем можно видеть, как конечные клетки боковых веточек удлиняются и обесцвечиваются, приобретая волосовидное строение (рис. 151, *1*). Это и есть ложные волоски. Настоящие волоски красных водорослей делятся на два типа: одноклеточные и многоклеточные. Одноклеточные волоски никогда не ветвятся. У однорядных нитчатых форм они образуются из верхушечных клеток ветвей, у многорядных — из поверхностных клеток коры. Клетка будущего волоска отделяется от материнской клетки поперечной перегородкой и сильно вытягивается, достигая в длину нередко миллиметра и более (рис. 156). Она содержит ядро и небольшое количество цитоплазмы. Хлоропласт по мере роста волоска исчезает, и волоски становятся бесцветными. Обычно материнская клетка волоска ничем не отличается от соседних вегетативных клеток, но иногда она намного крупнее и остается хорошо заметной после опадения волоска. У кораллиновых волоски не являются самостоятельными клетками, а представляют собой только выросты специальных клеток, от которых они не отделяются перегородкой. Эти клетки намного крупнее остальных и известны под названием трихоцитов или гетероцист (рис. 172, *1*, *3*). Если в классе флоридеевых одноклеточные волоски встречаются довольно часто, то у бангиевых они отсутствуют полностью.

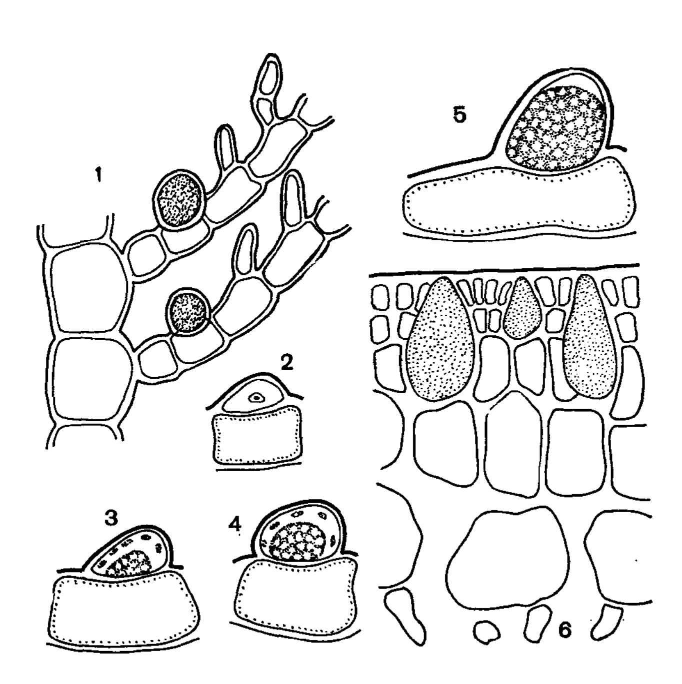


Рис. 155. Железистые клетки красных водорослей:
1 — веточка Antithamnion с железистыми клетками; *2—5* — стадии развития железистой клетки Antithamnion; *6* — поперечный срез Opuntiella с железистыми клетками.

Многоклеточные волоски обычно более или менее сильно разветвлены. Они встречаются только у некоторых водорослей из порядка церамиевых. Как было показано в опытах, основная роль волосков заключается в том, что они способствуют поглощению питательных веществ из окружающей среды.

Поры. Одна из наиболее интересных особенностей красных водорослей состоит в том, что клетки, слагающие слоевище, соединяются между собой с помощью специальных образований, называемых порами. Между дочерними клетками, т. е. клетками, происходящими от одной материнской, соединение осуществляется посредством первичных пор (рис. 157, *1—3*). Они формируются в результате неполной перегородки между двумя вновь образующимися клетками. Первичные поры расположены в середине перегородки, в точке, через которую можно провести линию, соединяющую ядра дочерних клеток, и представляют собой тонкую пластинку. Через эту пластинку проходят тяжи, которые соединяют цитоплазму соседних клеток. До самого последнего времени считалось, что первичные поры свойственны только флоридеевым и отсутствуют в классе бангиевых — это был один из принципиальных признаков, на основании которого различали оба эти класса. Но недавно первичные поры были открыты и у представителей класса бангиевых.

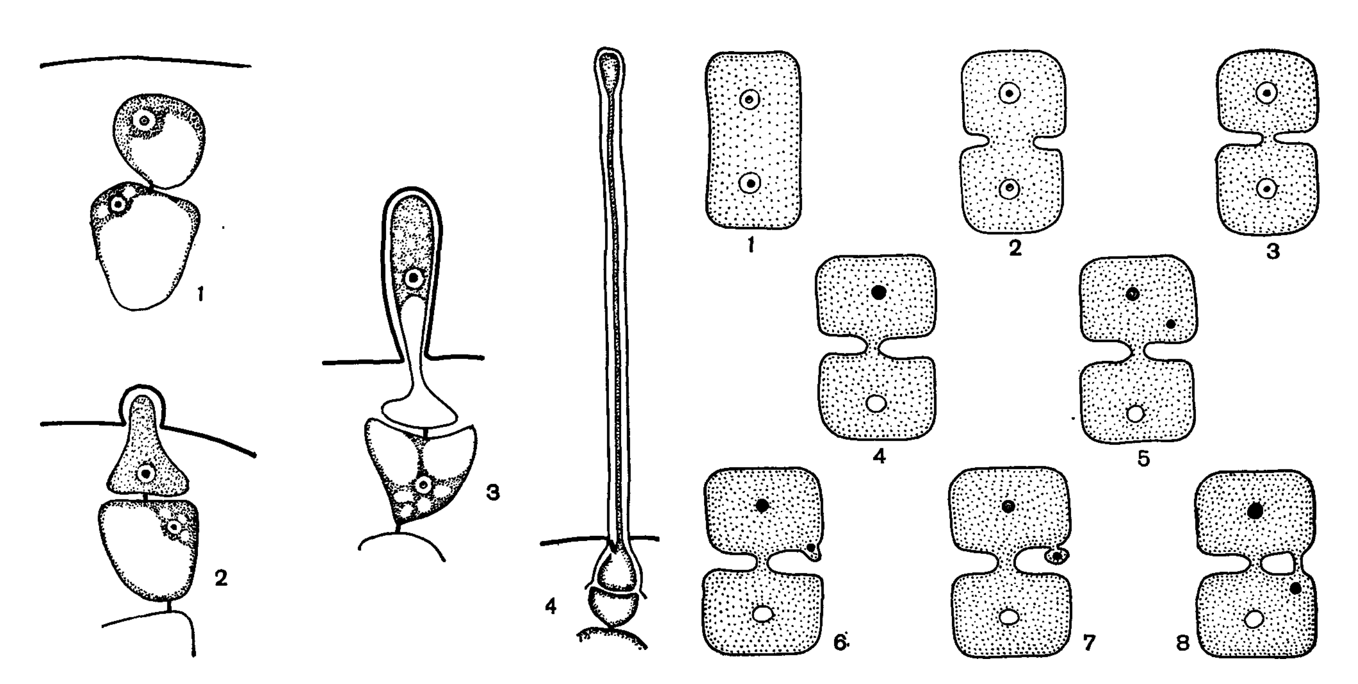


Рис. 156. Стадии развития волоска у Cystoclonium.

Рис. 157. Схема образования первичных (*1—3*) и вторичных (*4—8*) пор у красных водорослей.

Кроме соединения дочерних клеток, у большинства флоридеевых происходит вторичное соединение соседних клеток. Это могут быть клетки одной и той же нити, лежащие рядом клетки соседних нитей или — у паразитических багрянок — клетки паразита и хозяина. Способностью к вторичному соединению обладают более высокоорганизованные представители класса. Она отсутствует в порядке немалиевых и у примитивных водорослей других порядков. Соединение соседних клеток, между которыми первоначально никакой связи не было, осуществляется вторичными порами (рис. 157, *4—8*). Образование вторичных пор — процесс довольно сложный. Начинается он с того, что ядро в клетке делится и одно из дочерних ядер перемещается к периферии клетки. В том месте, куда попадает ядро, образуется небольшой вырост, который затем отчленяется, как маленькая клетка, соединенная с первой посредством первичной поры. Вытягиваясь, эта дополнительная клетка достигает соседней и сливается с ней. Теперь первичная пора, соединяющая дополнительную клетку с первой, становится вторичной. Иногда две соседние клетки соединены несколькими вторичными порами. Роль этих соединений до конца не выяснена; вероятно, они способствуют переносу питательных веществ от одной клетки к другой. Хотя способ образования первичных и вторичных пор различен, строение их сходно. И все же не у всех багрянок поры устроены одинаково. В одних случаях между клетками имеется непосредственная цитоплазматическая связь, в других — она гораздо менее очевидна.

РАЗМНОЖЕНИЕ КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Размножение красных водорослей чрезвычайно сложный и многообразный процесс, отличающий их от других групп водорослей. Различные формы бесполого размножения, сложное строение половой системы, особенно женского репродуктивного органа, особенности развития зиготы, а также многообразие циклов развития — все эти признаки не только придают своеобразие отделу Rhodophyta, но являются основой, на которой строится классификация багрянок, их разделение на порядки, семейства, роды. Поэтому, чтобы составить целостное представление о красных водорослях, нельзя не остановиться на особенностях их размножения.

Собственно говоря, сложным размножением характеризуются представители класса флоридеевых; у бангиевых строение репродуктивной системы намного проще.

Вегетативное размножение флоридеевых происходит посредством образования дополнительных побегов, которые берут начало от подошвы или от стелющихся ветвей. Вертикальное слоевище в определенный период отмирает и остается только базальная часть растения, которая через какое-то время прорастает, образуя новые побеги. Самые примитивные баг-

рянки из класса бангиевых размножаются только вегетативно. У одноклеточных и колониальных форм вегетативное размножение состоит в делении клетки на две или более дочерние клетки.

Бесполое размножение. Для бесполого размножения служат различного рода споры. У низкоорганизованных багрянок бесполое размножение осуществляется моноспорами. Они характерны для всех представителей класса бангиевых, тогда как среди флоридеевых известны за очень редкими исключениями только в порядке немалиевых. Моноспорами называют споры, которые образуются по одной в клетке в результате превращения всего протопласта. Моноспоры не имеют жгутика и оболочки, после выхода из материнской клетки они способны к амебоидному движению. У бангиевых моноспоры образуются в любой клетке слоевища и до своего выхода не отличаются от вегетативных клеток. В классе флоридеевых (там, где они встречаются) моноспорангии образуются на веточках ограниченного роста. У водорослей, построенных по типу свободных нитей, в моноспорангии превращаются конечные клетки коротких боковых веточек. Иногда они образуются группами по два-три на одной и той же клетке-ножке (рис. 151, *1*). У водорослей, имеющих более или менее плотное строение и дифференцированный коровой слой, в моноспорангии превращаются внешние клетки ассимиляционных нитей. Моноспоры отличаются от вегетативных клеток яйцевидной или шаровидной формой, богатым содержимым и интенсивной окраской. Созревшие моноспорангии открываются на вершине; голые моноспоры выходят в окружающую среду, через некоторое время одеваются оболочкой и начинают прорастать.

Для большинства флоридеевых наиболее обычны тетраспоры. Они образуются по четыре в клетке, которую называют тетраспорангием. По способу деления различают три типа тетраспорангиев: крестообразно, зонально и тетраэдрически разделенные. В крестообразно разделенных тетраспорангиях вначале вся клетка делится пополам поперечной перегородкой, после чего каждая из двух образовавшихся клеток делится продольной перегородкой, при этом обе перегородки проходят в одной плоскости или под прямым углом друг к другу (рис. 158, *5*, *7*). В последнем случае, если смотреть на спорангий сбоку, можно различить только три клетки. При зональном делении все три перегородки проходят поперечно и параллельно друг другу, в результате чего тетраспоры располагаются в ряд (рис. 158, *4*, *6*). В тетраэдрически разделенных тетраспорангиях клеточные перегородки ориентированы не под прямым углом, как при крестообразном делении, а косо (рис. 158, *1*).

Способ деления тетраспорангиев — постоянный признак, который закрепился в эволюции за той или иной группой. В порядках немалиевых и гелидиевых имеются только крестообразно разделенные спорангии, у криптонемиевых и гигартиновых — крестообразно и зонально разделенные. В порядке родимениевых встречаются как крестообразно, так и тетраэдрически разделенные спорангии. У большинства церамиевых спорангии делятся тетраэдрически. Как исключение, спорангии делятся только на две части, и тогда мы говорим об образовании биспор. Наиболее характерно образование биспор для кораллиновых.

Место образования тетраспор у разных групп багрянок также постоянный признак, который используется в систематике. Как правило, тетраспоры занимают положение конечных клеток веточек ограниченного роста, будь то свободные боковые веточки у просто организованных немалиевых или коровые нити у остальных багрянок. Интеркалярное возникновение тетраспорангиев, т. е. в середине клеточных нитей, встречается исключительно редко. Однако в процессе роста тетраспорангиев — а они обычно бывают намного крупнее соседних вегетативных клеток — они оказываются погруженными в коровой слой, и их положение конечной клетки в зрелом состоянии не всегда очевидно (рис. 158, *7*). Располагаются тетраспорангии поодиночке или группами. Собрания тетраспорангиев часто имеют вид цепочек. Интеркалярные тетраспорангии образуются из клеток внутренней части коры, как, например, у *дилсеи*, или в середине вертикальных ассимиляционных нитей у корковых форм. У корковой водоросли *круории* тетраспорангии представляют собой боковые выросты вертикальных нитей (рис. 158, *4*). Из клеток центральной части слоевища формируются тетраспорангии у таких гигартиновых водорослей, как *хондрус* и *иридея* (рис. 158, *2*). На слоевище тетраспорангии располагаются по-разному. Очень часто они рассеяны по всему слоевищу или приурочены к какой-то определенной его части, например к верхним ветвям. Но нередки случаи, когда образование тетраспорангиев связано со специальными веточками или выростами. Эти выросты располагаются по краю слоевища или на его поверхности у пластинчатых форм и вокруг основных ветвей — у цилиндрических (рис. 158, *3*).

У некоторых видов тетраспорангии развиваются в так называемых н е м а т е ц и я х. Это специальные образования на поверхности слоевища. Они состоят из вертикальных клеточных нитей, берущих начало от поверхностных

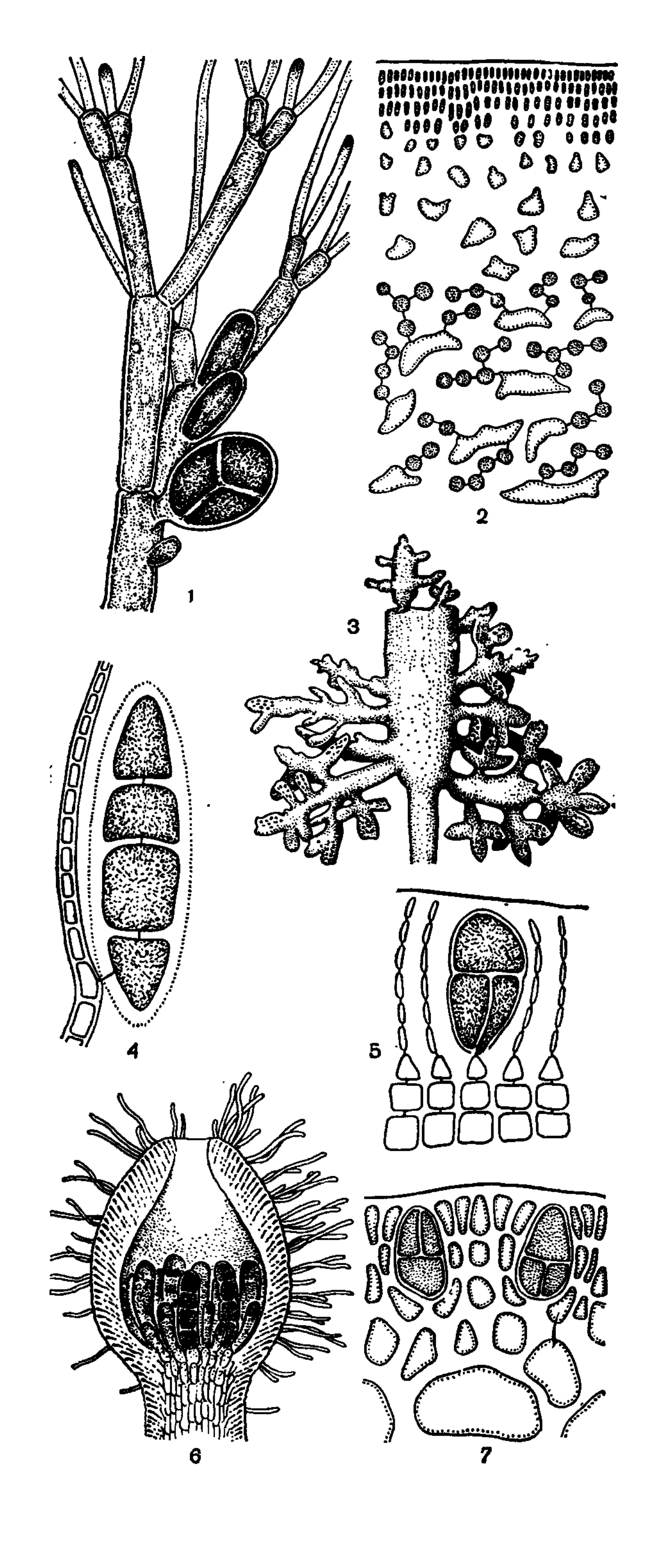


Рис. 158. Тетраспорангии красных водорослей:

1 — Callithamnion; 2 — Iridaea; 3 — веточка Gelidium с тетраспорангиями; 4 — Cruoria; 5 — Peyssonnelia; 6 — концептакул с тетраспорангиями Corallina; 7 — Gracilaria.

коровых клеток, и имеют вид небольших подушечек. Тетраспорангии развиваются среди нитей нематеция, тесно окруженные ими. Они отчленяются от поверхностных клеток корового слоя, как, например, у *сквамариевых* (порядок криптонемиевых, рис. 158, *5*) или от самых нижних веток нитей нематеция, как, например, у *эндокладии* (порядок криптонемиевых). У *филлофоры* и некоторых других гигартиновых все клетки нитей нематеция, за исключением самых поверхностных, превращаются в тетраспорангии. Нематеции этих водорослей имеют шаровидную форму, их долгое время считали паразитами и относили к другому роду (рис. 177, *1*). У кораллиновых тетраспорангии образуются в специальных вместилищах — концептакулах (рис. 158, *6*).

У некоторых церамиевых и других багрянок известны случаи деления одного спорангия на много частей с образованием полиспор. Иногда встречается до 28 полиспор в одном спорангии. Они соответствуют тетраспорам и ничем, кроме количества, от них не отличаются.

Все бесполые споры багрянок лишены оболочек, у некоторых замечена способность к амебоидному движению. После выхода из спорангия они через некоторое время одеваются оболочкой, оседают и прорастают, как правило, в гаметофиты, которые несут органы полового размножения.

Половое размножение присуще всем водорослям из класса флоридеевых, тогда как в классе бангиевых оно свойственно только наиболее высокоорганизованным формам. У одноклеточных и колониальных бангиевых способность к половому размножению еще не выработалась. Для некоторых флоридеевых известно только бесполое размножение, но отсутствие полового размножения у них всегда результат вторичной утраты.

Половой процесс у всех красных водорослей оогамный. Мужские и женские гаметы лишены жгутиков. При оплодотворении женские гаметы не выходят в окружающую среду, а остаются на растении — гаметофите; мужские гаметы выбрасываются наружу и пассивно переносятся токами воды. В связи с этим женский орган размножения отличается весьма сложным строением.

Мужские гаметы, называемые у багрянок с п е р м а ц и я м и, представляют собой шаровидные или яйцевидные одноядерные клетки. Спермации бангиевых — голые клетки. Что касается флоридеевых, то здесь вопрос о наличии или отсутствии оболочки у спермациев до конца не выяснен. Известно только, что в момент оседания на женское растение они уже окружены тонкой оболочкой. Во всяком случае, способность спермациев к амебоидному движению

позволяет думать, что если не у всех, то у части флоридеевых спермации на первых порах лишены оболочек.

Спермации флоридеевых, как правило, не имеют хлоропластов и бесцветны. У низших представителей класса остатки хлоропласта в мужских гаметах еще присутствуют, но они уже не играют никакой роли при оплодотворении. Постепенную редукцию хлоропласта в спермациях можно проследить уже в классе бангиевых. У простоорганизованных бангиевых, обладающих половым процессом, в спермациях развивается отчетливо видимый хлоропласт, но у высших представителей класса, например у порфиры, он уже сильно редуцирован.

Спермации образуются в клетках, которые функционируют как мужские органы размножения, называют их сперматангиями. В каждом сперматангии образуется по одному спермацию. У бангиевых сперматангии возникают в результате повторных делений многочисленных клеток нитчатого или пластинчатого слоевища. Вегетативную клетку, дающую начало сперматангиям, называют материнской. У бангиевых любая клетка слоевища, за исключением ризоидных, может стать материнской клеткой сперматангиев, хотя в природе плодоношение обычно охватывает только верхнюю часть растения. Из одной материнской клетки образуется 32 — 128 мелких клеток, каждая из которых дает один спермаций. У всех флоридеевых материнские клетки сперматангиев представляют собой конечные клетки веточек ограниченного роста. В соответствии с этим у флоридеевых, обладающих свободным нитчатым строением, они сидят на вершине боковых веточек (рис. 159, *1*), у багрянок с плотным строением в сперматангии превращаются внешние клетки корового слоя. Каждая материнская клетка отчленяет от себя один или несколько сперматангиев (рис. 159, *2*, *3*). После созревания и отпадения первых сперматангиев материнская клетка может отчленить еще несколько вторичных сперматангиев. По мере усложнения организации флоридеевых материнские клетки сперматангиев также постепенно видоизменяются. Их уже можно отличить от соседних вегетативных клеток по размерам и форме, а также по отсутствию окраски, так как в них происходит редукция хлоропласта, но зато увеличивается количество цитоплазмы.

Только у небольшого числа красных водорослей сперматангии располагаются по слоевищу рассеянно. У большинства же они собраны более или менее обширными группами. Собрания сперматангиев называют с о р у с а м и. У нитевидных форм сорусы имеют вид густых пучков, нередко шаровидной формы, расположенных у вершины боковых ветвей. У водорослей с более плотным строением сорусы располагаются на поверхности слоевища в виде подушковидных образований. Иногда они оказываются погруженными в небольшие углубления на слоевище, а у пропитанных известью кораллиновых приурочены к специальным вместилищам — концептакулам (рис. 159, *5*). Нередко спермации образуются в специальных нематециях. В этом случае наружные коровые клетки дают начало однорядным параллельным нитям, которые выступают над поверхностью слоевища. Затем клетки этих нитей образуют по нескольку перицентральных клеток, которые служат материнскими клетками и отчленяют каждая по нескольку сперматангиев (рис. 159, *4*). У высокоорганизованных церамиевых сперматангии образуются на специальных коротких веточках — с т и х и д и я х или на трихобластах, окружая эти веточки наподобие муфты (рис. 159, *6*).

Женский репродуктивный орган у красных водорослей — оогоний называют к а р п о г о н о м. Это особая клетка, густо заполненная цитоплазмой и лишенная хлоропласта. Лишь у примитивных представителей флоридеевых и у бангиевых карпогон содержит окрашенный хлоропласт. Карпогон отличается весьма характерной, одинаковой для всех флоридеевых формой (рис. 160, *1*). Нижняя, или брюшная, часть клетки имеет конусовидную форму, верхняя вытягивается, образуя более или менее длинный трубчатый вырост. Вырост служит для улавливания спермациев, называют его т р и х о г и н о й. Благодаря трихогине карпогон легко отличить от остальных клеток слоевища. Ядро карпогона, как правило, находится в брюшной части. Трихогина может быть короткой и кеглевидной или длинной, узкой и спирально закрученной. У бангиевых собственно трихогина еще отсутствует, а иногда карпогоны имеют лишь короткие сосочкообразные выросты — прообраз будущей трихогины. Поэтому карпогон бангиевых до оплодотворения трудно отличить от обычных вегетативных клеток, тем более что им может стать любая клетка слоевища, точно так же как это происходит при образовании спермациев и моноспор (рис. 161, *1*).

Далеко не у всех флоридеевых карпогон развивается как отдельная клетка. Гораздо чаще образуется короткая клеточная нить, состоящая из бесцветных клеток, заполненных, как и карпогон, гомогенной цитоплазмой, а уже собственно карпогон развивается как конечная клетка этой нити, или к а р п о г о н н о й в е т в и (рис. 160, *1*). Клетку, от которой отходит карпогонная ветвь, называют несущей или базальной; в состав карпогонной ветви она не входит.

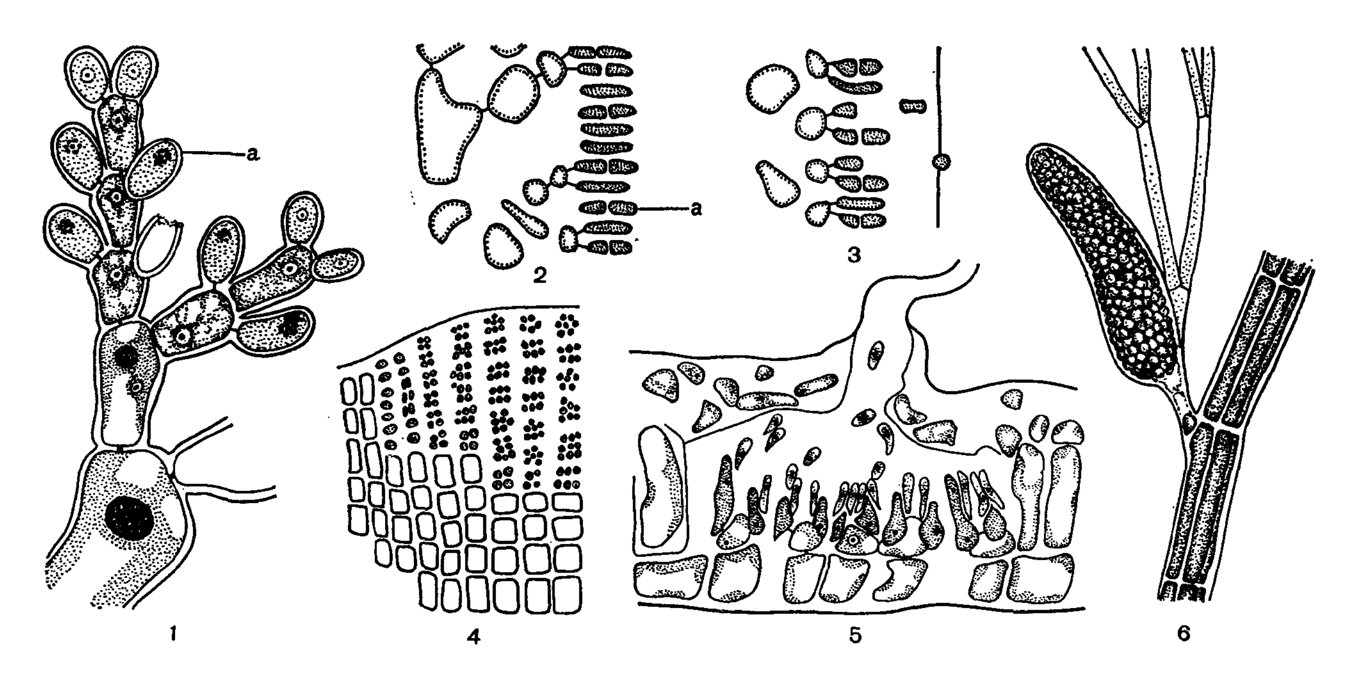


Рис. 159. Сперматангии (*а*) красных водорослей:

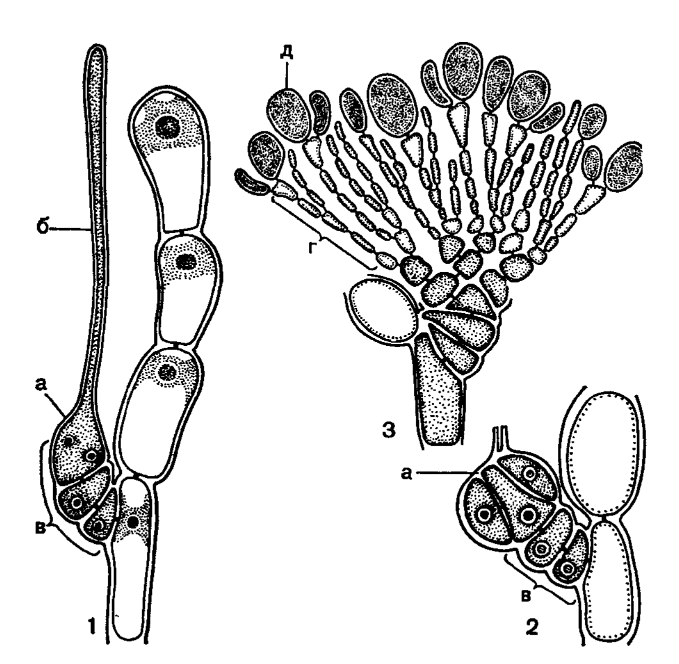
1 — Nemalion; *2, 3* — Gelidium; *4* — Peyssonnelia; *5* — концептакул со сперматангиями Fosliella; *6* — Polysiphonia.

Карпогонные ветви флоридеевых играют важную роль в процессе размножения, так как принимают активное участие в развитии карпогона после оплодотворения. Число клеток в карпогонной ветви всегда небольшое, но непостоянное у разных групп багрянок. Если проследить эти изменения от наиболее примитивных к высокоорганизованным представителям класса флоридеевых, то можно заметить, что у низкоорганизованных немалиевых и гелидиевых карпогонная ветвь еще отсутствует и имеется только одна клетка карпогона. У криптонемиевых карпогонная ветвь, будучи еще структурой малоспециализированной, характеризуется, с одной стороны, сравнительной многоклеточностью, а с другой — непостоянным числом клеток. При этом у менее специализированных форм из порядков криптонемиевых и гигартиновых встречаются даже разветвленные карпогонные ветви. В порядках родимениевых и церамиевых число клеток в карпогонной ветви уменьшается до 3—4 и становится уже более постоянным даже для крупных таксонов.

Почти у всех флоридеевых карпогонная ветвь образуется как специальная боковая веточка во внутренней части корового слоя. Только у низкоорганизованных немалиевых она соответствует обычной боковой веточке слоевища. У багрянок с плотным слоевищем карпогон оказывается погруженным, и только трихогина достигает поверхности слоевища и выступает над ней. У багрянок со свободно нитчатым строением карпогон занимает открытое положение. Строение карпогонной ветви и характер ее образования сильно варьируют у разных групп водорослей и служат одним из главных отличительных признаков в систематике багрянок.

Когда принесенные водой спермации соприкасаются с вершиной трихогины, оболочки их в месте соприкосновения растворяются и ядро спермация перетекает в полость трихогины. Передвигаясь по ней, оно попадает в брюшную часть карпогона и там сливается с его ядром. После оплодотворения карпогон отделяется от трихогины специальной пробкой, и вскоре трихогина отмирает. Оплодотворенная яйцеклетка остается заключенной в оболочку карпогона и собственной оболочки не образует. Этот факт свидетельствует о вероятном отсутствии в эволюции багрянок подвижных женских половых клеток.

Зигота, не проходя периода покоя, вскоре начинает прорастать. Обычно у водорослей она развивается непосредственно в новые растения, принадлежащие уже к бесполому поколению, т. е. в спорофиты. У красных водорослей, в отличие от всех остальных, зигота, прежде чем дать начало спорофиту, претерпевает сложное развитие, в результате которого образуются особые споры, дающие начало спорофиту. Называют эти споры карпоспорами. Они представляют собой голые, лишенные жгутиков клетки, неподвижные или изредка



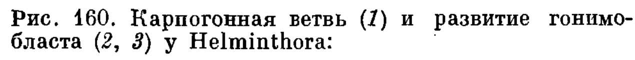
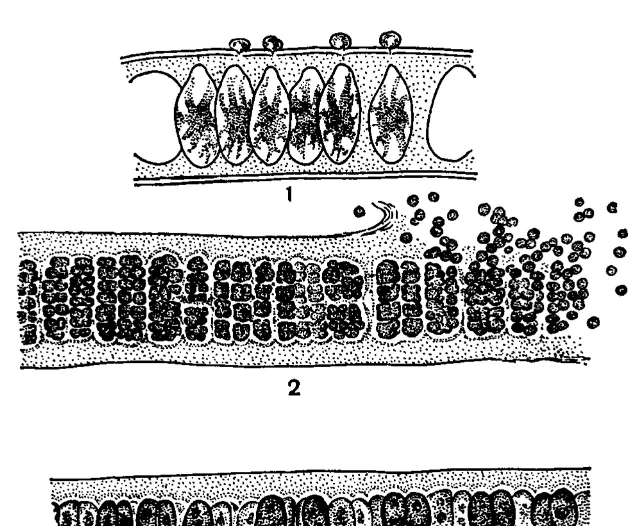


Рис. 160. Карпогонная ветвь (*1*) и развитие гонимобласта (*2*, *3*) у Helminthora:

а — карпогон; *б* — трихогина; *в* — карпогонная ветвь; *г* — нити гонимобласта; *д* — карпоспоры.



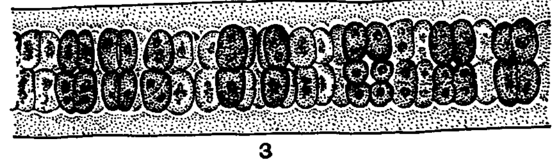


Рис. 161. Поперечный срез пластины Porphyra:

1 — с карпогонами; *2* — с сперматангиями; *3* —с карпоспорами.

обнаруживающие амебоидные движения. Перед началом прорастания они одеваются оболочкой. Клетки, в которых образуются карпоспоры, называют к а р п о с п о р а н г и я м и. В каждом карпоспорангии формируется по одной карпоспоре.

У бангиевых процесс превращения зиготы в карпоспоры весьма прост: после оплодотворения карпогон делится с образованием 4—32 карпоспор (рис. 161, *3*).

У флоридеевых развитие зиготы — сложный и многообразный процесс, в котором, кроме карпогона, участвуют многие специальные клетки. Этот процесс протекает неодинаково у разных багрянок, в каждой группе со своими особенностями и многочисленными деталями. Поэтому здесь целесообразно остановиться только на основных чертах развития зиготы.

После оплодотворения карпогона развиваются специальные нити, которые несут карпоспорангии. Эти нити состоят из небольшого числа клеток, называют их нитями г о н и м о б л а с т а. В наиболее простом случае — у водорослей из порядка немалиевых и гелидиевых — оплодотворенный карпогон отчленяет от себя несколько боковых клеток, которые, делясь, дают пучок нитей гонимобласта; конечные клетки этих нитей превращаются в карпоспорангии. Иными словами, применительно к этим водорослям можно говорить о непосредственном развитии нитей гонимобласта из карпогона (рис. 160, *2*, *3*).

У подавляющего большинства флоридеевых оплодотворенный карпогон вначале сливается с особыми клетками, богатыми питательными веществами, и только после этого развивается гонимобласт. Иногда после оплодотворения карпогон делится, и уже отчленившаяся от него клетка участвует в процессе слияния. Слияние может быть полным или частичным. Клетки, с которыми сливается карпогон, в литературе часто называют а у к с и л л я р н ы м и. Но это не совсем верно. По мере того как изучались процессы развития зиготы, было установлено, что клетки, с которыми сливается карпогон, выполняют разную роль и занимают разное положение. Среди них следует различать два типа клеток: просто питающие клетки, которые образуются до или после оплодотворения и служат только для питания развивающегося гонимобласта, и настоящие ауксиллярные клетки. Последние также функционируют как питающие клетки, но их главная и чрезвычайно важная роль состоит в том, что они представляют собой исходную клетку, от которой начинается развитие гонимобласта. Иными словами, у тех багрянок, которые имеют ауксиллярные клетки, гонимобласт развивается не из карпогона, а из ауксиллярной клетки. Этому процессу обязательно предшествует слияние карпогона с ауксиллярной клеткой. Слияние осуществляется при помощи специальных нитей или выростов, которые отходят от карпогона и тянутся, пока не соединятся

с ауксиллярной клеткой. Эти нити называют соединительными. Так как далеко не всегда ауксиллярные клетки располагаются вблизи карпогона, соединительные нити могут достигать значительной длины и состоять из большого числа клеток (рис. 176, *4*). По этим нитям ядро оплодотворенного карпогона передвигается и переходит в ауксиллярную клетку; слияния ядер при этом не происходит. В этом состоит основное назначение соединительных нитей.

Ауксиллярные клетки отсутствуют в порядках немалиевых и гелидиевых, но имеются в остальных порядках класса флоридеевых. Ауксиллярные клетки характеризуются богатым содержимым и крупными размерами. Место и время их возникновения различны у разных багрянок. Они могут развиваться на нитях корового слоя и от внутренних клеток слоевища, вблизи или в удалении от карпогона, до оплодотворения или после него.

Все эти особенности имеют большое значение для систематики флоридеевых. Можно предположить, что развитие системы ауксиллярных клеток и карпогонной ветви шло независимо в каждом из порядков, но везде связь ауксиллярной системы с карпогоном становилась все более тесной. У багрянок, уже обладающих ауксиллярными клетками, но стоящих еще на низкой ступени организации, они развиваются независимо от карпогонной ветви и бывают удалены от нее на значительное расстояние; образование их не приурочено к процессу оплодотворения: они возникают до него. У этих водорослей соединительные нити развиты очень сильно. По мере дальнейшего развития ауксиллярные клетки начинают возникать в непосредственной близости от карпогонной ветви и образуют с ней уже единую структуру. Соединительные нити заметно укорачиваются, редуцируются и в конечном итоге представляют собой лишь короткий неклеточный отросток карпогона. В тех случаях, когда ауксиллярные клетки развиваются вместе с карпогонной ветвью, образуя единую систему нитей, и оплодотворенный карпогон сливается со своей ауксиллярной клеткой, мы говорим о п р о к а р п е. На ранних этапах развития прокарпа карпогон необязательно сливается с рядом расположенной ауксиллярной клеткой; соединительные нити могут простираться дальше и соединяться с ауксиллярными клетками соседних прокарпов.

На следующей ступени ауксиллярные клетки развиваются от той же клетки, что и карпогонные ветви, и только после оплодотворения карпогона.

Таким образом, можно выделить четыре типа настоящих ауксиллярных клеток:

1. Ауксиллярные клетки развиваются перед оплодотворением как отдельные клетки на специальных клеточных нитях — это тип криптонемиевых водорослей.

2. Ауксиллярными клетками служат обычные интеркалярные клетки слоевища, как правило, клетки внутренней коры, и образуются они перед оплодотворением; это тип гигартиновых.

3. Ауксиллярные клетки отчленяются перед оплодотворением от дочерней клетки несущей клетки карпогонной ветви; этот тип характерен для родимениевых.

4. Ауксиллярные клетки отчленяются от несущей клетки карпогонной ветви только после оплодотворения.

Просто питающие клетки поставляют питательные вещества из материнского растения благодаря полному или частичному слиянию с соединительными нитями или нитями развивающегося гонимобласта. Когда питающие клетки собраны в большом количестве и их собрания хорошо очерчены, можно говорить о питающей ткани (рис. 167, *5ж*). Питающие клетки встречаются у всех флоридеевых, тогда как типичные ауксиллярные клетки характерны только для четырех порядков из шести.

Итак, у наиболее примитивных представителей класса флоридеевых развитие гонимобласта связано только с карпогонной ветвью. Затем возникают специальные питающие клетки, которые частично сливаются с развивающимися нитями гонимобласта и обеспечивают их питательными веществами. Позднее образуется ауксиллярная система, которая существует наряду с питающими клетками. Постепенно роль проводника питательных веществ полностью берет на себя ауксиллярная клетка и просто питающая ткань редуцируется. Ауксиллярная система также становится менее громоздкой и более тесно связанной по месту и времени возникновения с оплодотворенным карпогоном.

Развитие гонимобласта заключается в образовании системы клеточных нитей. Созревая, клетки нитей превращаются в карпоспоры. Различаются багрянки, у которых в карпоспоры превращаются конечные клетки нитей гонимобласта, и багрянки, у которых карпоспоры располагаются цепочкой, так как они образованы рядом клеток. У некоторых флоридеевых все клетки гонимобласта преобразуются в карпоспоры. Зрелый гонимобласт называют ц и с т о к а р п о м. Строго говоря, под цистокарпом следует понимать не только сам гонимобласт, но и окружающую его вегетативную ткань, когда она имеет определенное морфологическое и анатомическое строение и образует обертку гонимобласта. Обертка соз-

дается клетками коровых нитей или клетками, расположенными рядом с карпогонными ветвями.

Место возникновения цистокарпов, их форма, характер оболочки, способ выхода карпоспор — все эти признаки имеют важное значение для разграничения родов. Обычно цистокарпы располагаются в молодых частях растений — на ветвях последних порядков или участках близ вершины слоевища. У форм со свободно нитчатым строением они располагаются на поверхности ветвей в виде шаровидных скоплений клеток. Формы с плотным строением характеризуются погруженными или полупогруженными цистокарпами. Они имеют бугорчатую, шаровидную или кувшинообразную форму, и выступая над поверхностью слоевища, часто хорошо заметны даже невооруженным глазом. Для выхода карпоспор в обертке цистокарпа образуются специальные отверстия — одна или несколько пор. Однако пор может и не быть, тогда карпоспоры выходят после разрушения внешней оболочки цистокарпа.

Циклы развития. Как мы видели, красные водоросли размножаются половым и бесполым путем. Оба способа взаимосвязаны и обычно сменяют друг друга в ходе жизненного цикла багрянок. В подавляющем большинстве случаев органы полового и бесполого размножения расположены на разных растениях. Споры, служащие для бесполого размножения (моноспоры, тетраспоры, биспоры и т. п.), образуются на растениях-спорофитах, оогонии и сперматангии — на гаметофитах; при этом у большинства багрянок существуют мужские и женские гаметофиты. Иными словами, половая и бесполая формы развития представлены обычно самостоятельными свободноживущими поколениями. Однако по мере изучения циклов развития водорослей различных видов все чаще отмечаются случаи, когда одна форма развития возникает на другой, и тогда на одном и том же индивидууме можно найти и тетраспоры, и органы полового размножения. Механизмы этого явления пока остаются невыясненными.

В литературе о циклах развития водорослей, особенно в иностранной, гаметофит и спорофит часто называют поколениями. Это было бы верно, если бы половое поколение обязательно сменялось бесполым. Но такая строгая смена происходит далеко не всегда. Сплошь и рядом у разных водорослей и гаметофит, и спорофит могут воспроизводить себя в течение нескольких поколений. Поэтому, касаясь вопроса о циклах развития красных водорослей, мы будем говорить о смене форм развития, а не о смене поколений.

Вопрос о циклах развития красных водорослей — один из самых интересных и трудных в альгологии. Ученых интересует не только характер циклов развития сам по себе, его особенности у разных видов, но, главное, происхождение и эволюция этого явления у водорослей отдела Rhodophyta. Говоря о цикле развития, обычно имеют в виду два аспекта этого явления — морфологическую смену форм развития и цитологическую. Особенности цитологического цикла определяются местом редукционного деления и соотношением диплоидной и гаплоидной фаз. Часто у водорослей морфологические изменения происходят независимо от цитологических, но у красных водорослей эти явления, по-видимому, взаимосвязаны.

У багрянок существует несколько типов циклов развития. В подавляющем большинстве случаев происходит смена трех форм развития: тетраспорофита, гаметофита и карпоспорофита. При этом карпоспорофитом называют гонимобласт с карпоспорами, который принято считать самостоятельным поколением, ведущим паразитический образ жизни на женском гаметофите и потому морфологически редуцированным. В этом цикле имеются две свободноживущие формы развития — тетраспорофит и гаметофиты. Редукционное деление происходит при образовании тетраспор. Следовательно, тетраспоры и возникающие из них гаметофиты представляют собой гаплоидную фазу, тогда как зигота, карпоспорофит и тетраспорофит относятся к диплоидной фазе.

Такой цикл развития представлен у багрянок двумя разновидностями. Гаметофиты и тетраспорофит могут иметь совершенно одинаковое морфологическое строение. Этот тип был впервые открыт у полисифонии, поэтому его так называют — тип Polysiphonia. У других багрянок слоевище тетраспорофита редуцировано по сравнению с гаметофитом и сильно отличается от него по строению. Часто в таких случаях спорофит представлен стелющимися или корковидными растениями. Ярким примером подобного цикла с так называемой гетероморфной сменой форм развития служит цикл развития порфиры. У этой водоросли пластинчатые крупные гаметофиты, т. е. то, что мы обычно называем порфирой, сменяются микроскопическими стелющимися спорофитами, построенными из однорядных нитей.

Среди филлофоровых (порядок гигартиновых) наряду с видами, цикл развития которых проходит по типу полисифонии, есть виды с очень своеобразным укороченным циклом. На крупных свободноживущих растениях — гаметофитах после оплодотворения развиваются нематеции с тетраспорами, а карпоспорофит отсутствует. Этот цикл можно объяснить морфологической редукцией не только тетраспорофита, но и карпоспорофита. Последний редуци-

руется до зиготы, которая непосредственно превращается в карпоспору. Та прорастает как паразит тут же, не отделяясь от гаметофита, в тетраспорофит, тоже морфологически редуцированный. Он напоминает нити нематеция, собранные в виде подушек и шариков на поверхности слоевища. До тех пор пока не был изучен цикл развития этих водорослей, редуцированные тетраспорофиты принимали за самостоятельные организмы.

Редукция гаметофитов в цикле развития красных водорослей встречается гораздо реже. Обычно она выражается в недоразвитии гаметофита и прорастании его на тетраспорофите.

До последнего времени считали, что у красных водорослей имеются два принципиально отличных типа циклов развития. Кроме уже описанного, в котором участвуют три формы развития, а редукционное деление происходит при образовании тетраспор, существует другой, при котором тетраспорофит отсутствует, а имеется только одна свободноживущая форма развития — гаметофит с паразитирующим на нем карпоспорофитом. Полагали, что редукционное деление в этом цикле происходит сразу после оплодотворения, в самом начале прорастания зиготы, и, следовательно, весь цикл проходит в гаплоидной фазе. Однако недавние исследования показали, что единственное место, где происходит редукционное деление, — тетраспорангии, и поэтому в цикле развития всегда представлены две цитологические фазы — гаплоидный гаметофит и диплоидные карпоспорофит и тетраспорофит. Кроме того, оказалось, что у большинства видов, которые, как считалось, в природе были представлены только гаметофитом и карпоспорофитом, имеется и тетраспорофит. Эти тетраспорофиты — очень мелкие, сильно редуцированные растеньица с весьма отличающейся от гаметофита и карпоспорофита структурой, поэтому исследователи либо не замечали их, либо считали другими организмами.

Таким образом, в цикле развития всех флоридеевых происходит смена трех форм развития, представленных как в гаплоидной, так и в диплоидной фазе. Но, как мы видели, не всегда все эти формы развиты одинаково и являются свободноживущими организмами. Какой же тип цикла развития следует считать наиболее примитивным и исходным для всего существующего многообразия циклов развития багрянок? Большинство исследователей сходится на том, что первоначальный цикл развития заключался в смене трех морфологически одинаковых форм развития, которые существовали независимо одна от другой. Зигота покидала материнское растение и прорастала в свободноживущий карпоспорофит. Следует сказать, что такого рода цикла развития, принимаемого учеными за исходный, в природе не существует. Это — гипотетический цикл, выведенный на основе логических умозаключений. Принимая за исходное состояние свободное существование морфологически развитого карпоспорофита, ученые считают, что позднее в процессе эволюции карпоспорофит перешел к паразитическому образу жизни на гаметофите, в результате чего возник цикл развития типа полисифонии. И наконец, дальнейшая эволюция привела к образованию гетероморфных циклов развития, когда гаметофит и тетраспорофит заметно различаются по строению и по степени морфологического развития. Можно ли безоговорочно согласиться с этими представлениями об эволюции циклов развития красных водорослей? Отсутствие гипотетического исходного цикла развития в природе даже у самых примитивных современных водорослей из класса флоридеевых заставляет усомниться в действительном его существовании в истории багрянок. Кроме того, ничего подобного нет в других отделах водорослей, где, как правило, зигота развивается в спорофит, и цикл развития состоит из смены двух форм — гаметофита и спорофита. Зигота багрянок не образует собственной оболочки и развивается в стенках карпогона. Не говорит ли это о том, что зигота никогда не покидала гаметофит?

Таким образом, гипотезу об эволюции циклов развития красных водорослей, принятую в настоящее время большинством специалистов, нельзя считать до конца обоснованной. Не исключена вероятность того, что карпоспорофит багрянок — более позднее эволюционное образование, и первоначальный цикл состоял из двух форм развития.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

В ископаемом состоянии сохранились лишь немногие багрянки и преимущественно среди обызвествленных форм. Корковидные кораллиновые известны начиная с мела, причем многие из них с трудом можно отличить от современных. Членистые кораллиновые представлены в кайнозое вымершими видами существующих в настоящее время родов.

Найдено значительное число ископаемых форм, относимых к отдельному семейству соленопоровых, которые отмечаются от ордовика до триаса. Однако ни строение этих водорослей, ни их систематическое положение окончательно не выяснены.

На основании этих немногочисленных палеонтологических свидетельств невозможно ответить на вопрос о происхождении багрянок.

Очевидно лишь то, что это очень древняя группа. Многие ученые полагают, что она возникла еще во время археозойской эры. Сравнение с другими водорослями также не проясняет вопроса об их происхождении и родственных связях, так как эта своеобразная группа занимает весьма обособленное место среди водорослей. Некоторое сходство можно обнаружить только с сине-зелеными водорослями. Характерные для красных водорослей пигменты фикоэритрин и фикоцианин найдены, кроме них, только у сине-зеленых. Багрянковый крахмал близок к крахмалу сине-зеленых. В обеих группах отсутствуют подвижные стадии. Сейчас принято считать, что это сходство не случайно, и многие специалисты выводят самые примитивные багрянки, у которых еще нет полового процесса (класс бангиевых), из сине-зеленых. Класс флоридеевых выводят из более высокоорганизованных бангиевых, уже обладающих половым процессом. Однако эту гипотезу нельзя считать достаточно обоснованной.

Дело в том, что пигменты в той и другой группах отличаются по строению. Кроме того, у багрянок имеется специфический хлорофилл *d*, отсутствующий у сине-зеленых. Поэтому нельзя исключать и другую гипотезу, согласно которой оба отдела имеют самостоятельное происхождение и не связаны непосредственным родством. Возможно, что сходство пигментов объясняется лишь тем, что обе группы водорослей возникли в одну и ту же геологическую эпоху в сходных условиях освещения, которое отличалось от современного по качеству и было, по-видимому, гораздо более слабым: ведь билипротеины способствуют восприятию малых количеств света.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Красные водоросли — типичные морские растения. В морях Мирового океана они распространены более широко и представлены более разнообразно, чем бурые и зеленые водоросли. Но, в отличие от бурых водорослей, багрянки иногда встречаются и в пресных водах. Они живут в прудах и реках, лужах и озерах, однако предпочитают холодные быстротекущие воды. Самые известные пресноводные багрянки — это многочисленные виды *батрахоспермума*. Интересно, что в континентальных водоемах растут представители примитивных, наименее специализированных групп, тогда как высокоорганизованные красные водоросли сосредоточены в море. К пресноводным багрянкам относится также небольшое число наземных обитателей. Колонии *порфиридиума* можно встретить в виде красноватых слизистых налетов на различных влажных поверхностях — на стенках оранжерей, на почве, по краям садовых луж. Пресноводные красные водоросли редко бывают красного цвета, обычно они зеленые, голубые или даже буровато-черные.

В море красные водоросли встречаются повсеместно, в самых разных условиях. Как и другие крупные донные водоросли, они поселяются только на твердых неподвижных грунтах, поскольку рыхлые — песок, галька, мелкий щебень — вследствие своей легкой подвижности непригодны для существования макроскопических форм. Субстратом для красных водорослей служат обычно скалы, рифы, валуны, каменистые россыпи, а также разнообразные искусственные сооружения и другие водоросли.

У флоридеевых широко распространены явления эпифитизма и паразитизма. Многочисленные багрянки—эпифиты используют другие водоросли (в том числе и красные) только как субстрат, т. е. прикрепляются к их поверхности. Но у некоторых форм взаимоотношения становятся более тесными, это проявляется в приуроченности эпифита к определенному хозяину и в проникновении его базальной части внутрь ткани хозяина. Таким образом, намечается переход от эпифитного к эндофитному образу жизни. Эндофитизм может быть частичным или полным. В последнем случае все слоевище водоросли растет внутри слоевища другой водоросли и только нити с органами размножения выходят на ее поверхность.

Об эндофитах мы говорим в том случае, когда водоросль погружена в другое растение, но продолжает питаться автотрофно, за счет фотосинтеза. Однако есть немало багрянок, которые ведут паразитический и полупаразитический образ жизни; они не только погружены в ткани хозяина, но и питаются за их счет. Как эндофиты, так и паразиты отличаются редуцированным слоевищем, выступающим над поверхностью хозяина в виде шариков или лопастных образований. Весьма интересно, что большинство паразитических форм среди красных водорослей по систематическому положению очень близки к водоросли-хозяину. Они относятся не только к тому же порядку, но даже к одному и тому же семейству. Это тем более поразительно, что красные водоросли растут в богатых видами сообществах, где имеются широкие возможности для выбора хозяина. Причины этого интересного явления остаются пока невыясненными.

Диапазон глубин, на которых обитают багрянки, заметно шире, чем у бурых водорослей. Дополнительные красные пигменты помогают усваивать им небольшое количество света, и благодаря этому багрянки могут расти на зна-

чительных глубинах. Там, где имеются подходящие грунты и хорошая прозрачность воды, они достигают глубины 100—200 *м*. И все же гораздо чаще заросли красных водорослей, так же как и всех макрофитов, кончаются на глубине 20—40 *м*. Это связано не столько со светом, сколько с отсутствием на больших глубинах твердых грунтов.

Красные водоросли обильно развиваются и в верхних горизонтах моря, в том числе и на литорали. Здесь они подвергаются сильному освещению, а во время отлива — и действию прямой солнечной радиации. В условиях сильного освещения цвет багрянок сильно меняется. В их окраске появляются бурые, желтые, зеленые тона. Это обусловлено изменением в составе пигментов и увеличением роли хлорофилла. Изменение окраски в зависимости от света — процесс обратимый. Даже сухие образцы, пролежавшие некоторое время в гербарии, при отсутствии света приобретали более интенсивную окраску. В тропиках, где инсоляция настолько сильна, что порой оказывается губительной, многие багрянки уже не способны расти на литорали и спускаются в сублитораль.

Не только свет обусловливает вертикальное распределение багрянок. С глубиной меняются температура, динамическое действие воды, количество питательных веществ. На литорали происходит периодическая смена водной среды на воздушную, в связи с чем здесь резко меняются все условия, в первую очередь температура и соленость. Многие багрянки хорошо приспособились к жизни в этой своеобразной зоне моря. Зимой они промерзают, омываются пресной дождевой водой, во время отлива высыхают, становясь хрупкими и ломкими, но когда вновь наступает прилив, оказываются вполне жизнеспособными. Особенно резкие колебания среды характерны для верхних горизонтов литорали и расположенной выше зоны заплесков и брызг. Здесь живут лишь очень немногие виды и среди них несколько багрянок. На открытых скалистых мысах, где постоянно действует прибой, выше других водорослей поднимаются бангия, порфира, *глойопелтис* и некоторые другие. Таким образом, и верхняя граница распространения багрянок выше, чем бурых водорослей.

Красные водоросли характеризуются чрезвычайно широким географическим распространением. Они растут во всех морях Мирового океана от тропиков до полюсов. Наиболее разнообразно они представлены в тропиках и по числу видов заметно превосходят здесь бурые и зеленые водоросли. В умеренных морях роль их также остается значительной, хотя доля во всей флоре несколько снижается вследствие более обильного по сравнению с тропиками развития здесь бурых водорослей. По направлению к высоким широтам общее число видов багрянок постепенно уменьшается и в Арктическом бассейне резко падает. Тропические багрянки, как правило, мелкие организмы, тогда как в умеренных широтах они могут достигать значительных размеров, хотя и уступают в этом более крупным бурым водорослям.

Красные водоросли играют заметную роль в жизни моря. Они являются важными компонентами биоценозов, нередко доминируя в различных сообществах и определяя характер растительности. Наряду с другими красные водоросли — важный источник органического вещества в море и пища для морских животных. Клетки размножения — тетраспоры, карпоспоры и т. п., образующиеся в большом количестве, формируют часть фитопланктона прибрежной части моря. Установлено, что одно растение *родимении продырявленной* (Rhodymenia pertusa, табл. 21,*4*), которое может достигать в длину 1 *м*, продуцирует 12 000 000 карпоспор, а один тетраспорофит этого же вида производит 100 000 000 тетраспор. Известковые кораллиновые водоросли играют важную роль в создании коралловых рифов. Они оказывают цементирующее действие и способствуют поддержанию рифовой структуры, без чего риф не мог бы существовать как единое образование.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Красные водоросли широко используются человеком в хозяйстве и быту. Многие багрянки не только съедобны, но и очень полезны. Из них готовят салаты, приправы, гарниры к мясу и рыбе, варят супы. Нередко едят сушеными или засахаренными. Первое место среди съедобных багрянок занимают родимения и порфира, распространенные во многих наших морях. К сожалению, в отличие от других приморских стран, в СССР употребление водорослей в пищу почти не принято, хотя известно, что водоросли — весьма полезные растения, содержащие многие жизненно важные вещества, и что запасы водорослей в наших морях огромны. Охотнее других водоросли употребляют в пищу жители побережья Тихого океана. В Японии даже развито промышленное культивирование порфиры в естественных условиях — своего рода морское сельское хозяйство. В прибрежной полосе на мелководье для поселения порфиры готовят дополнительные площади, укладывая на них камни или пучки ветвей, или растягивают специальные сети из толстых веревок, закрепляя их на бамбуковых шестах так, чтобы они держались у поверхности воды. Эти сети сплошь обрастают порфирой.

Промышленное использование красных водорослей основывается на присутствии в их оболочках фикоколлоидов — слизистых веществ из группы полисахаридов. Самый ценный продукт, получаемый из красных водорослей и имеющий очень широкое применение,— агар. В Японии он известен с 1760 г. До второй мировой войны агар добывали почти исключительно из *гелидиума*. В настоящее время его производят из большого числа видов; только в Японии используют около 30 видов агарофитов. В СССР сырьем для агара служит анфельция. Производство его организовано на Дальнем Востоке и на Белом море. По своим физическим свойствам агар похож на животный желатин, но имеет совсем другое химическое строение. Преимущество его перед желатином в том, что он остается твердым при более высокой температуре. Агар используют в микробиологии для приготовления сред при культивировании микроорганизмов. Его применяют как лекарство при расстройствах кишечника, добавляют вместо крахмала в хлеб для больных диабетом; на агаре делают капсулы и таблетки с антибиотиками, витаминами, сульфопрепаратами, особенно когда требуется их медленное рассасывание. Самое широкое применение находит агар в пищевой промышленности. На нем готовят желе, мармелад, мягкие конфеты, варенье, так как он предохраняет их от засахаривания; его используют также при изготовлении мясных и рыбных консервов в желе, для очистки вин.

Из других фикоколлоидов багрянок известны каррагинин и агароид. Каррагинин получают главным образом из хондруса на побережье Атлантического океана. Первыми хондрус начали использовать жители Северной Ирландии, поэтому он известен под названием «ирландский мох». Агароид добывают в СССР из черноморской водоросли филлофоры, получают его и в ряде других стран.

Кроме того, красные водоросли вместе с другими водорослями используют для производства водорослевой муки, которая идет на корм скоту и как удобрение.

КЛАССИФИКАЦИЯ КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Современная система красных водорослей основывается на исследованиях крупного шведского альголога К ю л и н а. В целом ее принимают все альгологи, противоречия возникают только в отношении систематического положения некоторых мелких таксонов. Принцип, положенный в основу классификации,— строение женских репродуктивных органов и процесс развития гонимобласта. По этой системе все красные водоросли делятся на 2 класса — класс бангиевых и класс флоридеевых. Каждый из них содержит по 6 порядков. Основная масса багрянок относится к классу флоридеевых — в нем 49 семейств.

КЛАСС БАНГИЕВЫЕ (BANGIOPHYCEAE)

Класс бангиевых объединяет одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы паренхимного строения. Рост у них диффузный, в результате деления всех клеток слоевища. Клетки бангиевых одноядерные с одним звездчатым хлоропластом и одним центральным пиреноидом. У многих представителей класса хлоропласт имеет осевое положение, которое считается более примитивным по сравнению с пристенным. Половое размножение известно только у высокоорганизованных представителей класса. Половые клетки формируются в результате преобразования вегетативной клетки. Зигота подвергается делениям и вся превращается в карпоспоры. Бесполое размножение осуществляется моноспорами, реже акинетами. Моноспоры и карпоспоры голые и способны к амебоидным движениям.

Большинство представителей класса, особенно среди примитивных, — пресноводные и наземные обитатели. Морские формы распространены в прибрежной полосе всех морей, но в умеренных широтах представлены богаче, чем в тропиках.

Класс бангиевых невелик по объему. В нем насчитывают около 20 родов и 70 видов. Систематики делят его на 6 порядков, наиболее важным из которых является порядок *бангиевых* (Bangiales).

Всех представителей класса можно разделить на две группы, которые, по-видимому, представляют собой две разные ветви эволюции. Первая включает многоклеточные нитчатые и пластинчатые формы, распространенные преимущественно в море. Вторую группу составляют одноклеточные и колониальные водоросли, чаще встречающиеся в пресноводных и наземных местообитаниях. Если первая группа принадлежит к типичным багрянкам, то вторая по некоторым признакам сильно тяготеет к сине-зеленым водорослям. Рассмотрим некоторых представителей класса бангиевых.

Наиболее известная одноклеточная водоросль из порядка *порфиридиевых* (Porphyridiales)— *порфиридиум* (Porphyridium, рис. 149, *1*). Округлые клетки этой водоросли обычно собраны в слизистые колонии, которые в виде кроваво-красных пленок покрывают почву и влажные стены. Среди пигментов порфиридиума

находили модификации фикоэритрина, напоминающие фикоэритрин сине-зеленых водорослей, поэтому считали, что порфиридиум — сине-зеленая водоросль. Запасным веществом у порфиридиума служит багрянковый крахмал, зерна которого откладываются в непосредственной близости с хлоропластом. Эти признаки, так же как наличие клеточных органелл, ясно показывают, что порфиридиум правильнее всего помещать среди красных водорослей в классе бангиевых.

Чаще всего порфиридиум размножается вегетативным делением пополам. Иногда можно наблюдать образование моноспор, при этом протопласт округляется и покидает материнскую клетку. Пока неясно, является ли порфиридиум примитивным организмом или вторично упрощенным. Поскольку эта водоросль приурочена к специфическим условиям обитания, вполне правдоподобна вторая точка зрения.

У другой одноклеточной водоросли — *хроотеце* (Chroothece), также растущей на почве, очень сильного развития достигает слизистая оболочка. Она имеет вид слоистой ножки, превышающей длину клетки более чем в 50 раз. Слизь выделяется через многочисленные поры, пронизывающие оболочку клетки. Эта водоросль интересна тем, что после деления дочерние клетки расходятся не сразу, а на какое-то время остаются в материнской оболочке, что приводит к образованию коротких временных нитей. Это явление помогает понять переход от одноклеточного состояния к нитчатому (рис. 149, *2*).

У *гониотрихума* (Goniotrichum), так же как у *астероцитиса* (Asterocytis), нитчатое слоевище является уже постоянным признаком. У большинства видов клетки собраны в однорядные нитчатые колонии, и только у одного Goniotrichum cornu cervi клетки делятся в разных направлениях, так что образующиеся колонии имеют вид многорядных нитей (рис. 149, *4*). Для этих водорослей, как и для многих сине-зеленых, характерно ложное ветвление. В отличие от порфиридиума, гониотриховые размножаются преимущественно моноспорами. Половое размножение у этих водорослей полностью отсутствует.

Водоросли из порядка бангиевых встречаются главным образом в море. Наиболее просто устроенные характеризуются однорядным нитчатым многоклеточным слоевищем. Типичные представители порядка — водоросли *бангия* (Bangia) и *порфира* (Porphyra, табл. 20, *1*). На ранних стадиях развития неразветвленные нити бангии сохраняют однорядное строение, но по мере роста слоевища клетки подвергаются продольным делениям и нити становятся многорядными. Взрослые растения прикрепляются ризоидами, которые, достигая субстрата, образуют небольшую подошву (рис. 150, *1*). Морские виды рода бангия очень характерны для верхних горизонтов литорали и для зоны брызг. Пресноводные виды обитают обычно в эстуариях, образуя бурые и фиолетовые скопления нитей.

Формирование пластинчатого слоевища порфиры также начинается с однорядной нити, но вскоре клетки начинают делиться в разных направлениях, в результате чего образуется однослойная или двухслойная пластина. Растения порфиры средних размеров, но нередко достигают в длину метра и более. В нижней части пластина сужается в небольшой стебелек, который переходит в подошву, образованную ризоидами. Когда порфира растет на водорослях, ризоиды могут довольно глубоко проникать в ткани хозяина. У некоторых видов подошва и самые нижние части пластины многолетние, тогда как пластина нарастает заново каждый год.

Бесполое размножение осуществляется моноспорами, которые могут образовываться в большом количестве — до 10 000 спор на 1 $см^2$ слоевища. В отличие от остальных представителей класса для водорослей из порядка бангиевых характерно половое размножение. Сперматангии у порфиры и бангии образуются в результате повторных делений вегетативных клеток, так что в одной клетке развивается от 32 до 128 сперматангиев, каждый из которых содержит по одному спермацию (рис. 161, *2*). В оогонии, или карпогоны, превращаются обычные вегетативные клетки, каждая клетка — в один карпогон. Трихогина у бангиевых отсутствует (рис. 161, *1*). Часто карпогон не имеет вообще никаких выростов, но у некоторых клеток образуются короткие трихогинообразные выросты. У одних видов порфир мужские и женские органы размножения возникают на одном и том же растении, у других — на разных. После оплодотворения в зиготе происходит несколько клеточных делений и образуется 4—64 карпоспоры (рис. 161,*3*). Судьба прорастающих карпоспор различна. При оптимальных условиях они снова дают пластинчатые растения, которые размножаются половыми клетками. Однако при изменении условий, например при смене сезонов года, формирование пластинчатого слоевища приостанавливается и многоклеточные растения остаются карликовыми. В их клетках образуются моноспоры. Очень часто карпоспоры порфиры прорастают в однорядно-нитчатые разветвленные растения. В клетках этих нитей содержатся лентовидные хлоропласты. Созревая, некоторые клетки слегка раздуваются и функционируют как моноспорангии. В них образуются моно-

споры, которые при прорастании дают пластинчатые слоевища. Раньше эту нитчатую стадию считали самостоятельной водорослью и называли *конхоцелис* (Conchocelis). Стадия конхоцелис обитает на раковинах моллюсков, частично проникая внутрь их. Таким образом, у порфиры уже имеется чередование гаметофита и спорофита — гетероморфная смена форм развития.

Класс бангиевых внутри отдела Rhodophyta составляет весьма обособленную группу, обладающую рядом примитивных черт. Диффузный рост, образование органов размножения в любой клетке слоевища и отсутствие специализации в их строении, непосредственное превращение зиготы в карпоспоры, отсутствие типичной трихогины — все это говорит об отличии бангиевых от флоридеевых. Некоторые ученые считали эти отличия столь принципиальными, что выделяли бангиевые из отдела красных водорослей и пытались сближать их с некоторыми сине-зелеными и даже зелеными водорослями. Но, с другой стороны, нельзя не учитывать и важных черт сходства обоих классов. У них одинаковы набор пигментов, запасные вещества, характер спермациев и карпоспор. Интересно отметить, что одним из важных отличительных признаков между ними всегда считалось отсутствие у бангиевых первичных и вторичных пор в месте соединения клеток. Однако при более пристальном изучении у многих бангиевых обнаруживаются типичные для красных водорослей поры. Это, несомненно, свидетельствует о тесном филогенетическом родстве всех багрянок. Кроме того, у примитивных флоридеевых можно найти еще много сходства с бангиевыми. Они имеют пиреноиды и звездчатый хлоропласт, одно ядро, споры их также способны к амебоидному движению. Поэтому логично предположить, что все красные водоросли едины в своем происхождении.

КЛАСС ФЛОРИДЕЕВЫЕ (FLORIDEOPHYCEAE)

Класс флоридеевых объединяет формы многоклеточные, преимущественно сложного анатомического строения. Слоевище флоридеевых представляет собой систему разветвленных нитей, паренхимный тип организации у них отсутствует. Рост апикальный, в результате деятельности верхушечной клетки. Клетки флоридеевых одноядерные, реже — многоядерные с пристенными хлоропластами. Звездчатые хлоропласты с пиреноидами характерны только для низкоорганизованных представителей класса. Бесполое размножение осуществляется тетраспорами, биспорами, полиспорами, только у некоторых — моноспорами. Половое размножение свойственно всем флоридеевым, а если оно отсутствует, то в результате вторичной утраты. Мужские и женские органы размножения представляют собой специальные образования. Зигота развивается в гонимобласт, на котором формируются карпоспоры. В развитии гонимобласта важную роль играют специальные питающие и ауксиллярные клетки. Имеется чередование гаметофита и спорофита, сходных или, реже, несходных между собой по морфологическому строению.

Подавляющее большинство представителей класса — типичные морские обитатели, распространенные во всех морях земного шара.

Класс флоридеевых делят на шесть порядков на основании особенностей развития зиготы и строения ауксиллярной системы. Каждый порядок включает весьма разнообразные по морфологическому и анатомическому строению водоросли.

ПОРЯДОК НЕМАЛИЕВЫЕ (NEMALIALES)

Порядок немалиевых объединяет организмы, у которых отсутствуют ауксиллярные клетки. Нити гонимобласта развиваются непосредственно от оплодотворенного карпогона или от нижележащей клетки после того, как в нее перейдет ядро карпогона. Специальных питающих клеток у немалиевых тоже нет. У сложно организованных форм во время оплодотворения или после него происходит слияние клеток карпогонной ветви и несущей клетки в самых разных сочетаниях.

Порядок немалиевых — наиболее примитивная группа красных водорослей. Он объединяет 8 семейств, которые можно разделить на две группы. В первой группе слоевище имеет одноосевое строение, во второй — оно построено по многоосевому типу. Почти все флоридеевые, которые обитают в пресных водах, относятся к немалиевым водорослям.

Семейство акрохетиевые (Acrochaetiaceae)

Эти водоросли устроены наиболее просто. Слоевище состоит из свободно разветвленных однорядных нитей. Они образуют кустики микроскопических размеров (как правило, высотой до 5 *мм*), и только как исключение встречаются более крупные растения, высотой до 25 *мм*. Ветвление в этих кустиках попеременное, неправильное (рис. 151, *1*; 162).

Часто короткие боковые веточки на вершине заканчиваются волоском, однако имеется немало видов, у которых волоски никогда не образуются.

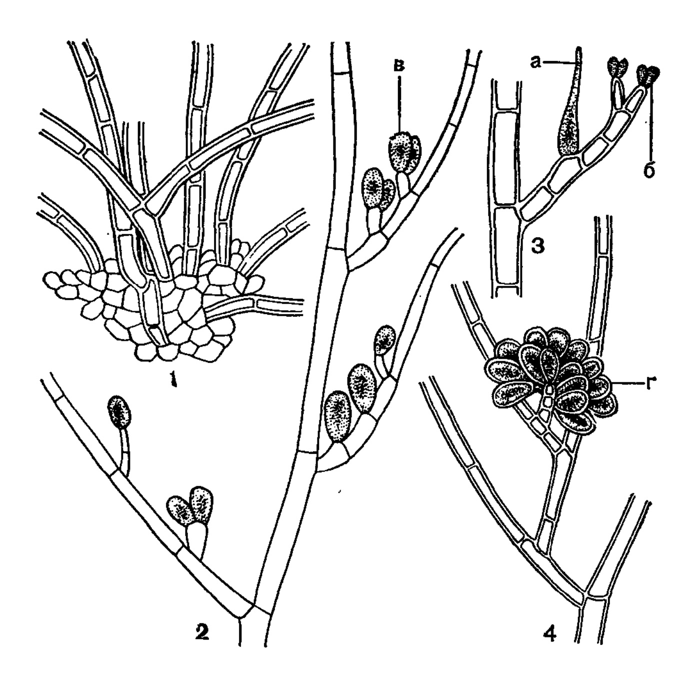


Рис. 162. Строение акрохетиевых:

1 — базальная часть растения Acrochaetium; *2* — часть веточки с моноспорангиями; *3* — часть веточки с карпогоном и сперматангиями; *4* — веточка с гонимобластом. *а* — карпогон, *б* — сперматангий, *в* — моноспорангий, *г* — карпоспоры.

Лишь немногие акрохетиевые водоросли растут на грунте — на камнях, скалах и т. п., большинство же предпочитает поселяться на других водорослях и животных. Особенно часто их можно встретить на ламинариевых водорослях, на гидроидах, мшанках, моллюсках. При этом они не только прикрепляются к поверхности организмов, но и проникают в ткани хозяина.

Строение базальной части акрохетиевых меняется в зависимости от характера субстрата. На твердом субстрате, будь то камни или водоросли с плотным строением, чаще встречаются псевдопаренхимные подошвы, на рыхлом — свободные стелющиеся нити. В целом для акрохетиевых весьма характерна разнонитчатая структура. Наиболее отчетливо она проявляется у водорослей в молодом состоянии, так как при разнонитчатом строении вначале обычно развивается стелющаяся структура, из клеток которой возникают вертикальные побеги (рис. 162, *1*).

Внутриклеточное строение представителей семейства отличается разнообразием. Здесь можно встретить формы с осевым и пристенным хлоропластом, с пиреноидами и без них. Форма хлоропластов служит хорошим признаком для разграничения родов. У одних они звездчатые, у других — лентовидные, спирально закрученные, у третьих — в виде дисков.

Бесполое размножение у акрохетиевых осуществляется преимущественно моноспорами, тетраспоры отмечаются довольно редко. Спорангии сидят на коротких боковых веточках, где располагаются одиночно или по 2—3 вместе (рис. 162,*2*). Тетраспоры делятся крестообразно. Карпогон — единственная клетка, располагается она сбоку от основных ветвей или на коротких боковых веточках. Изредка встречается двухклеточная карпогонная ветвь. Сперматангии в виде мелких округлых клеток располагаются на вершине боковых веточек (рис. 162, *3*).

После оплодотворения и отпадения трихогины карпогон делится поперечными перегородками на несколько клеток, из которых вырастает пучок нитей гонимобласта (рис. 162, *4*). Не всем акрохетиевым свойственно половое размножение; некоторые размножаются только бесполым способом, среди них — многие виды *родохортона* (Rhodochorton).

В природе акрохетиевые распространены чрезвычайно широко. В большинстве своем — это морские организмы, известные во всех морях Мирового океана. Пресноводных видов намного меньше — всего 5, они принадлежат к роду *одуинелла* (Audouinella).

Из морских обитателей самой характерной и распространенной водорослью семейства является *акрохетиум* (Acrochaetium). В литературе описано около 250 видов этого рода, но в действительности их, по-видимому, гораздо меньше. Когда эти виды начали изучать в культуре, особенно их размножение и циклы развития, то обнаружилось, что многие прежние виды — не что иное, как стадии или формы развития в жизненном цикле других видов.

Другая морская водоросль семейства — родохортон — отличается более грубым и крупным слоевищем, растущим, как правило, на каменистом грунте. На прибойной литорали наших северных морей родохортон часто образует самостоятельный пояс, покрывая затененную поверхность валунов и скал темно-красным налетом.

Филогенетическое положение семейства акрохетиевых не совсем ясно. Хотя его и помещают как наиболее просто организованную группу в начале всей системы флоридеевых, до сих пор неизвестно, говорит ли эта простота о примитивности его представителей или она результат вторичного упрощения.

В последнее время было обнаружено, что некоторые багрянки имеют в своем цикле развития стадии или поколения точно такого же строения, как акрохетиевые. Это наблюдение позволяет предположить, что семейство представляет собой искусственную группу, которая

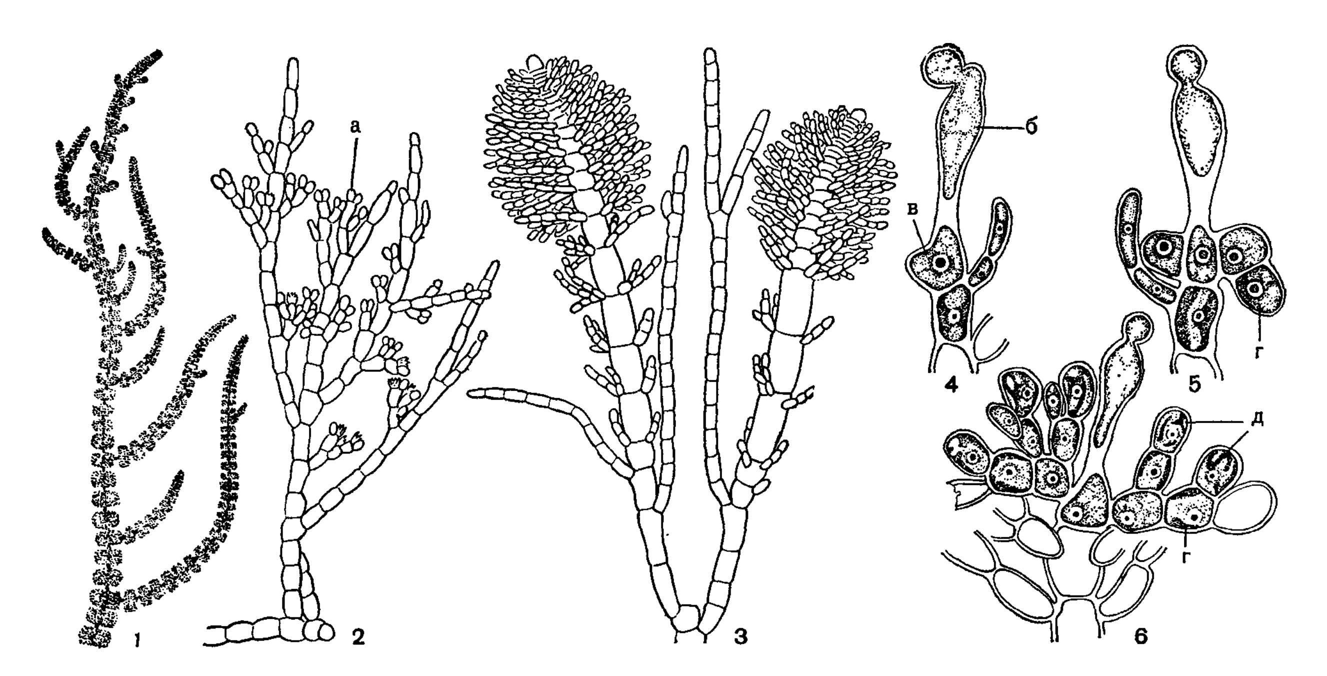


Рис. 163. Строение Batrachospermum:

1 — внешний вид части растения; 2 — ювенильная стадия; 3 — начало образования взрослого слоевища; 4 — 6 — стадии развития гонимобласта. *а* — моноспорангии, *б* — трихогина, *в* — оплодотворенный карпогон, *г* — клетки гонимобласта, *д* — карпоспоры.

требует более подробного изучения. В этой связи интересно подчеркнуть, что у ряда водорослей семейства неизвестно половое размножение и что они заметно различаются внутриклеточным строением.

Семейство батрахоспермовые (Batrachospermaceae)

Это семейство интересно тем, что в нем можно проследить первые шаги в усложнении организации слоевища багрянок при переходе от свободно-нитчатого к плотному строению. Характерные черты семейства лучше всего проследить, познакомившись с одной из самых известных пресноводных багрянок — *батрахоспермумом* (Batrachospermum). Около 50 видов этого рода распространено во всех частях света. Предпочитают они хорошо аэрируемые воды медленно текущих рек и ручьев, но их можно встретить и в прибрежной части озер, там, где отсутствуют сильные колебания температуры. Некоторые проникают даже в торфяные болота, но чаще встречаются вблизи ключей.

Мягкое слизистое слоевище батрахоспермума состоит из центральной однорядной оси, разветвленной моноподиально или псевдодихотомически. Основные ветви густо покрыты пучками коротких веточек ограниченного роста, расположенных мутовками (рис. 151, *2*; 163). Строение батрахоспермума легко представить как результат усложнения и упорядочения строения акрохетиевых, и это подтверждается индивидуальным развитием видов батрахоспермума. Вначале образуется стелющаяся по субстрату нить, она ветвится с образованием псевдопаренхимной подошвы, из клеток которой возникает множество вертикальных однорядных побегов, морфологически почти неотличимых от акрохетиума. Эта стадия, которую так и называют стадией акрохетиума, может существовать достаточно долгое время и даже размножаться моноспорами (рис. 163, *2*). Немудрено, что ее часто принимают за самостоятельные виды акрохетиума. Развитие этой стадии в большой степени определяется условиями среды. В целом ее можно назвать теневой формой роста, тогда как стадия батрахоспермума — световая форма. В связи с этим в природе они приурочены к разным сезонам. Побеги батрахоспермума развиваются в любом месте стадии акрохетиума. Их строение относится к центральноосевому типу, который в литературе часто называют типом батрахоспермума. Верхушечная клетка центральной оси отчленяет новые сегменты, которые быстро растут в длину и толщину. На каждом из этих сегментов образуются мутовки из 4—6 мелких клеток, которые постепенно вырастают в пучки ветвей ограниченного роста. Конечные клетки боковых веточек нередко преобразуются в волоски. Ветви в пучках связаны большим количеством слизи. Из нижних клеток ветвей

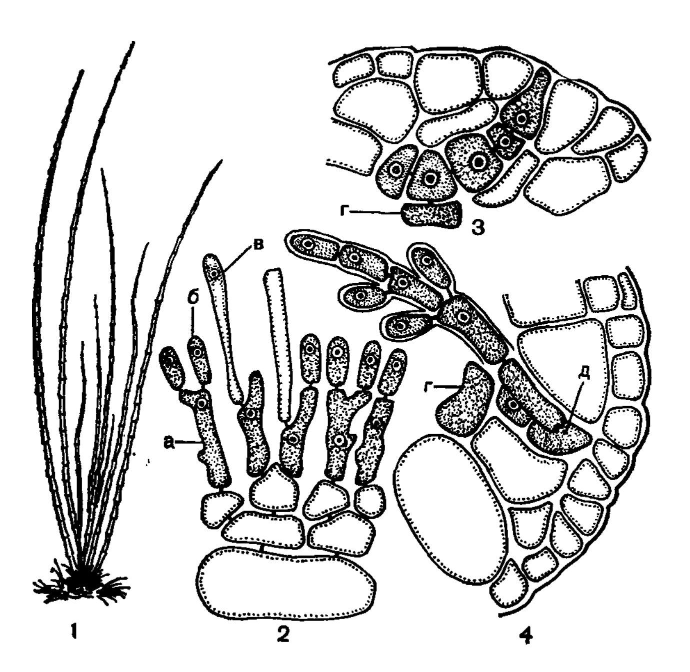


Рис. 164. Строение Lemanea:

1 — внешний вид растений; *2* — образование спарматангиев; *3* — карпогонная ветвь; *4* — начало развития гонимобласта. *а* — материнская клетка сперматангия, *б* — сперматангий, *в* — волосок, *г* — несущая клетка, *д* — карпогон.

ограниченного роста возникают обычно клеточные ризоидные нити, спускающиеся вниз по слоевищу и обволакивающие центральную ось (рис. 151, *2*). От этих нитей могут развиваться дополнительные пучки ветвей ограниченного роста, которые вместе с первыми служат ассимиляционными нитями.

Органы бесполого размножения — моноспорангии — на растениях батрахоспермума встречаются очень редко, гораздо чаще они образуются на неполовозрелых растениях, подобных акрохетиуму. Половое размножение отличается некоторыми особенностями. Трихогина необычной для красных водорослей кеглевидной или цилиндрической формы. Карпогон образуется на вершине веточек, возникающих от нижних клеток ветвей ограниченного роста (рис. 163, *4*). Шаровидные сперматангии развиваются на вершине боковых веточек, по 1—3 на клетках, которые ничем не отличаются от вегетативных. Зрелые гонимобласты — четко отграниченные образования, погруженные в слизь среди ассимиляционных нитей и плотно окруженные ими (рис. 163, *4—6*; 151, *2*).

Семейство леманеевые (Lemaneaceae)

Пресноводная водоросль *леманея* (Lemanea)— единственный представитель семейства леманеевых. Разветвленное или простое трубчатое слоевище леманеи (рис. 164, *1*) построено по тому же принципу, что и батрахоспермум. Центральная однорядная ось несет мутовки боковых разветвленных ветвей, но, в отличие от батрахоспермума, они располагаются не свободно, а разрастаются и ветвятся так, что смыкаются своими конечными ответвлениями и тем самым образуют вокруг центральной оси, на некотором расстоянии от нее, сплошной коровой слой, который выполняет ассимиляционную функцию. На продольном срезе через слоевище леманеи хорошо видно, что коровой слой образуется из пучков ветвей ограниченного роста, но эти ветви видоизменяются и их клетки дифференцируются. Внешние клетки коры, образованные густо разветвленными веточками последних порядков, самые мелкие и наиболее богатые пигментами, а глубже расположенные клетки крупнее, менее интенсивно окрашенные или совсем бесцветные. Как и у батрахоспермума, у леманеи от нижних клеток боковых веточек образуются ризоидные нити, которые простираются вдоль центральной оси и заполняют полость цилиндрического слоевища (рис. 151, *3*).

У леманеи также имеется стадия акрохетиума, но на ней никогда не образуются ни моноспоры, ни тетраспоры. До сих пор у этого рода известно только половое размножение. Сперматангии и карпогон находятся на одном и том же растении. Первые развиваются на внешних клетках коры и собраны в виде отдельных пятен или сплошного кольца на тех участках слоевища, где расположены мутовки ветвей ограниченного роста. Материнская клетка сперматангия вытянута в длину и несет обычно на вершине одноклеточный волосок, который, после того как сперматангий отчленяется, сдвигается в сторону, а потом и совсем отпадает (рис. 164, *2*). Карпогонная ветвь возникает под коровым слоем. Она состоит из 2—7 клеток, самая нижняя клетка нередко несет боковую веточку, на которой также может развиваться карпогонная ветвь (рис. 164, *3*). После оплодотворения карпогон дает начало клеточной нити, растущей внутрь слоевища и разветвляющейся с образованием густых пучков нитей (рис. 164, *4*). Не только конечные, но и бóльшая часть клеток нитей гонимобласта превращается в карпоспоры, которые выходят после разрыва стенки слоевища.

При неблагоприятных условиях они могут довольно долгое время оставаться внутри слоевища. Это является своеобразным приспособлением к меняющимся условиям среды. Так, в засушливый период, когда в мелких водоемах наблюдается недостаток воды, выхода карпоспор не происходит.

Большой интерес ученых вызывает цикл развития леманеи. Вначале он казался очень простым. Были известны только гаметофиты, и поэтому предполагалось, что весь цикл проходит в гаплоидной фазе, диплоидная же ограничена зиготой. Но теперь мы уже знаем, что за внешней простотой этого цикла скрываются сложные процессы. Когда было найдено действительное место редукционного деления, выяснилось, что первоначально в цикле развития присутствовал тетраспорофит, но постепенно он претерпел редукцию и потерял способность образовывать тетраспоры. Карпоспоры леманеи прорастают в растения, которые соответствуют тетраспорофиту. Начинается прорастание с образоваиия стадии акрохетиума, из нее позднее возникают растения леманеи. В определенный период этого роста в клетках леманеи происходит редукционное деление, после чего образуется уже гаплоидная ткань, которая соответствует гаметофиту.

У леманеи очень сильно развита способность к вегетативному размножению и регенерации. Она может выдерживать длительное высыхание, оставаясь жизнеспособной, и, попав вновь в условия увлажнения, давать множество новых побегов. Растет леманея в континентальных водоемах всего мира, предпочитая мелкие холодные быстротекущие воды, где водится форель.

Семейство боннемезониевые (Bonnemaesoniaceae)

Это семейство занимает обособленное место среди немалиевых, построенных по одноосевому типу. *Боннемезония* (Bonnemaesonia) — водоросль с довольно ограниченным распространением, но она чрезвычайно интересна благодаря особенностям строения и размножения. Слоевище боннемезонии вальковатое или слегка уплощенное, густо покрыто веточками ограниченного роста, которые располагаются в одной плоскости, супротивно, придавая слоевищу перистый вид (рис. 165, *1*). Как же растет и формируется слоевище этой водоросли? Апикальная клетка делится косой перегородкой, поэтому возникающие сегменты располагаются под углом друг к другу (рис. 165, *2*). От этих центральных клеток отделяются по две друг против друга расположенные перицентральные клетки. Они образуются неодновременно, и та, что отчленяется первой, быстро вырастает в очень короткую неразветвленную ветвь ограниченного роста, которая при созревании слоевища всегда остается стерильной. Другая перицентральная клетка развивается в длинную ветвь неограниченного роста или, оставаясь короткой, несет на себе органы размножения. В ходе дальнейшего развития короткие боковые

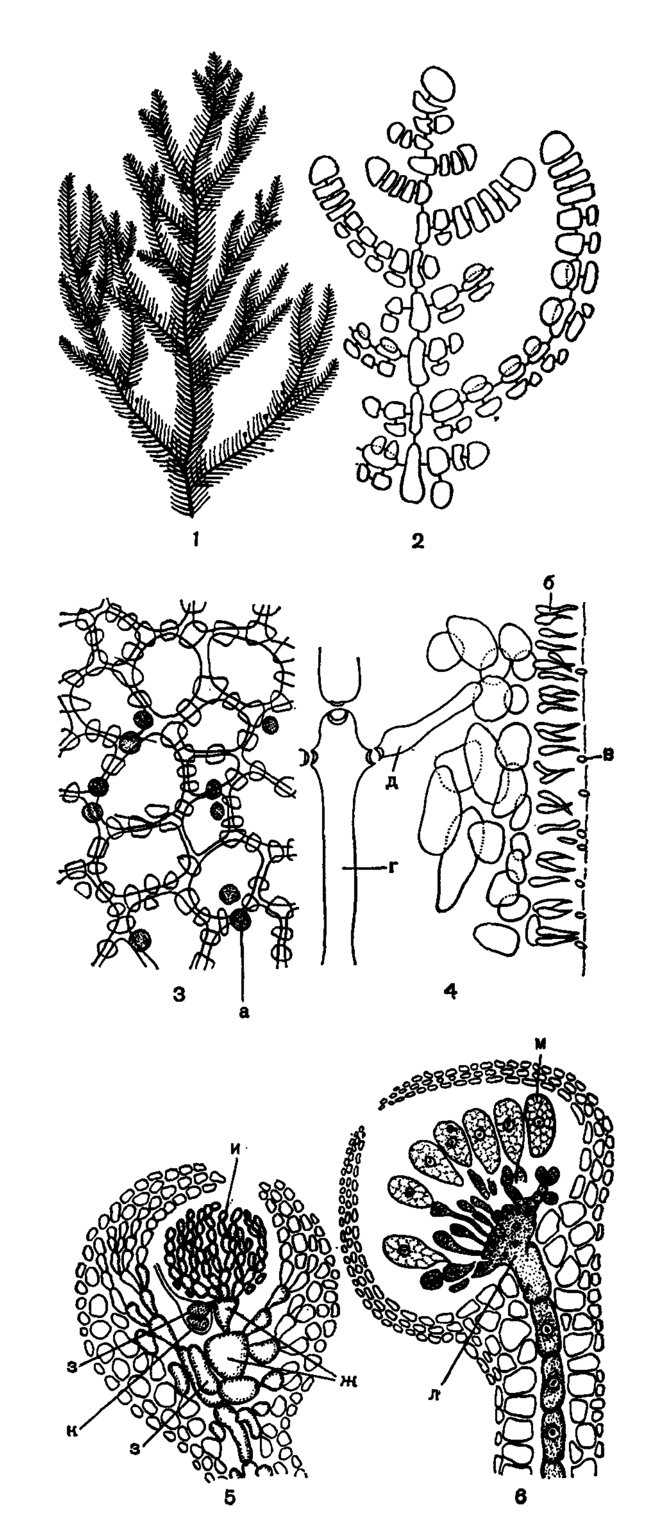


Рис. 165. Строение боннемезониевых:

1 — внешний вид веточки Bonnemaesonia; *2* — вершина веточки; *3* — строение коры с поверхности слоевища; *4* — часть продольного среза слоевища со сперматангиями; *5*, *6* — развитие цистокарпа. *а* — железистые клетки, *б* — материнская клетка сперматангия, *в* — сперматангий, *г* — центральная ось, *д* — перицентральная клетка, *е* — несущая клетка, *ж* — клетки карпогонной ветви, *з* — карпогон, *и* — питающие нити, *к* — первая клетка гонимобласта, *л* — клетка слияния, *м* — карпоспоры.

веточки становятся многорядными. Это происходит следующим образом.

Первичные клетки веточек делятся на одну центральную и три расположенные вокруг нее перицентральные клетки. После этого каждая из трех перицентральных клеток образует по четыре клетки, которые составляют первичную кору боннемезониевых. По мере того как центральные клетки растут в длину, коровые образуют вокруг них плотный слой довольно крупных клеток. Постепенно снаружи от первичной коры образуется мелкоклеточный внешний коровой слой. Внешняя кора не образует сплошного покрова, клетки ее имеют сетчатое расположение, и, если смотреть на слоевище с поверхности, можно заметить, что они сосредоточены у клеточных стенок первичной коры. В коре разбросано много железистых клеток (рис. 165, *3*). Формирование ветвей неограниченного роста происходит подобным, но более сложным способом. На поперечном срезе через слоевище можно различить ограниченную коровым слоем полость, в центре которой проходит основная ось. Ризоиды, развивающиеся у других немалиевых вокруг центральной оси, здесь отсутствуют.

Плодоносные веточки боннемезонии гомологичны ветвям неограниченного роста, поэтому они располагаются напротив коротких веточек и обычно чередуются с ними на оси. Мужские веточки, за исключением вершины и основания, как муфтой, покрыты сперматангиями. При образовании последних клетки внешней коры располагаются сплошным слоем и все превращаются в материнские клетки сперматангиев. Одна клетка дает начало двум или трем сперматангиям (рис. 165, *4*).

В каждой женской плодоносной веточке образуется, как правило, по одной карпогонной ветви; при этом несущей клеткой служит одна из трех перицентральных клеток. Карпогонная ветвь трехклеточная с длинной, спирально закрученной трихогиной. Интересно, что у боннемезонии оболочка цистокарпа начинает формироваться еще до оплодотворения. От всех трех перицентральных клеток, в том числе и от несущей клетки карпогонной ветви, образуются клеточные нити, которые участвуют в построении стенок цистокарпа. Также до оплодотворения подкарпогонная клетка делится, и от нее образуется пучок мелкоклеточных разветвленных нитей, которые можно рассматривать как питающие. Уже на первых порах развития оплодотворенного карпогона питающие клетки сливаются друг с другом и с подкарпогонной клеткой, обеспечивая питанием развивающийся гонимобласт. Первая клетка гонимобласта отчленяется от карпогона так, что направлена внутрь молодого цистокарпа, ближе к его дну, на котором расположена группа крупных, богатых содержимым клеток. Первая клетка быстро делится, в результате образуется клеточный диск из нескольких слоев клеток. По мере образования этого первичного гонимобласта питательные клетки, соединенные с подкарпогонной, уменьшаются в размерах и теряют свое содержимое. В то же самое время происходит слияние клеток диска между собой, а также с несущей клеткой карпогонной ветви, с богатыми содержимым клетками на дне цистокарпа и некоторыми другими. В результате этого процесса образуется крупная многоядерная клетка слияния. От нее, теперь уже по направлению к наружной стенке цистокарпа, развиваются короткие нити, конечные клетки которых превращаются в карпоспоры. Выходят карпоспоры через специальное отверстие на вершине цистокарпа (рис. 165, *5*, *6*).

Долгое время тетраспоры у боннемезонии были неизвестны, и поэтому полагали, что бесполая форма развития у нее совсем отсутствует. Но при изучении биологии этой водоросли в культуре оказалось, что карпоспора боннемезонии прорастает в растение, построенное из однорядных разветвленных нитей, отчасти стелющихся, отчасти прямостоячих, образующих дернины высотой около 1—3 *см*. Это растение-эпифит раньше было известно как водоросль с неясным систематическим положением под названием *трайлиелла* (Trailiella). Раннее развитие при прорастании карпоспор сопровождается образованием плотного базального диска.

Из этого подробного описания внимательный читатель может заключить, что принцип организации слоевища и особенности размножения боннемезонии заметно отличаются от описанных ранее у немалиевых. Эти отличия не случайны, и теперь уже накопилось много данных, которые позволяют усомниться в правильности систематического положения семейства боннемезониевых в порядке немалиевых. Некоторые специалисты полагают, что боннемезониевые — самостоятельный порядок, который гораздо ближе к церамиевым, чем к немалиевым, по таким признакам, как способ прорастания и формирования слоевища, характер карпогонной ветви и сложные процессы слияния при развитии гонимобласта, наличие железистых клеток и т. п.

Рассмотренные семейства немалиевых характеризовались одноосевым типом строения. Другую эволюционную линию в порядке представляют водоросли с фонтанным типом строения. Эта линия представлена главным образом морскими водорослями — гельминтокладиевыми и хетангиевыми.

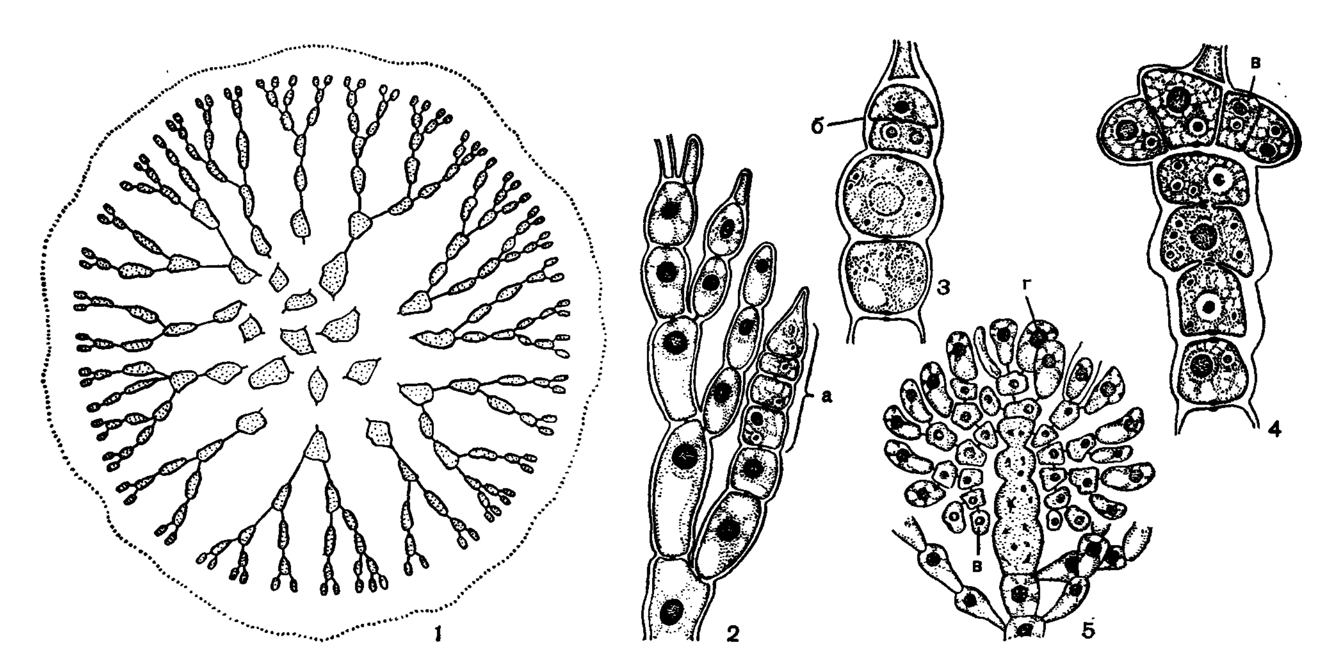


Рис. 166. Строение и размножение Nemalion:

1 — поперечный срез слоевища; *2* — карпогонная ветвь; *3—5* — стадии развития гонимобласта. *а* — клетки карпогонной ветви, *б* — карпогон после оплодотворения, *в* — клетки гонимобласта, *г* — карпоспоры.

Семейство гельминтокладиевые (Helminthocladiaceae)

Прекрасным примером строения гельминтокладиевых служит *немалион* (Nemalion) — наиболее многочисленный (около 10 видов) и широко распространенный род семейства. Все гельминтокладиевые — тепловодные организмы. Распространение большинства из них ограничено тропическими и субтропическими морями. Виды немалиона заходят в умеренные широты и потому лучше других гельминтокладиевых известны в морях СССР.

Слизистое червеобразное слоевище немалиона состоит из пучка клеточных нитей, каждая из которых растет посредством апикальной клетки. От пучка радиально расходятся многочисленные вильчато-разветвленные ветви ограниченного роста, образующие рыхлый ассимиляционный слой, погруженный в слизь. От нижних клеток ассимиляционных ветвей отходят тонкие ризоидные нити, служащие для укрепления центрального пучка (рис. 166, *1*). У родственной немалиону тропической водоросли *лиагоры* (Liagora) слоевище местами пропитано известью.

Растения немалиона, несущие половые органы, бывают однодомными и двудомными. Мужские растения обычно меньше женских. При формировании сперматангиев на вершине ассимиляционных веточек вырастают короткие двух-, четырехклеточные нити. Каждая клетка этой нити отчленяет вокруг своей вершины 2—4 сперматангия (рис. 159, *1*). Карпогонные ветви у немалиона состоят из различного числа клеток, от 4 до 7. Они образуются на месте обычных боковых веточек ассимиляционных нитей (рис. 166, *2*). После оплодотворения карпогон делится поперечной перегородкой. Из двух образовавшихся клеток только верхняя участвует в образовании нитей гонимобласта. Нижняя клетка сливается с остальными клетками карпогонной ветви, включая несущую, в одну крупную, богатую содержимым клетку слияния, служащую источником питания для развивающегося гонимобласта. Зрелые гонимобласты немалиона — это четко отграниченные компактные образования, погруженные в слизь среди ассимиляционных нитей (рис. 166, *3—5*). У других водорослей семейства нити гонимобласта стелются между ассимиляционными нитями, образуя негустые пучки веточек с карпоспорами на конце. Карпоспоры у немалиона конечные.

До последнего времени у представителей семейства было известно только половое размножение, и считалось, что тетраспорофиты у них отсутствуют. Однако теперь наши знания о цикле развития этих водорослей намного расширились. У *немалиона червеобразного* (Nemalion vermiculare) и у других видов обнаружены спорофиты — карликовые растения,

внешне весьма похожие на растения акрохетиума и родохортона, несущие тетраспоры или моноспоры. Прорастание карпоспор, так же как и тетраспор, происходит с образованием вначале простых, а затем и разветвленных однорядных нитей, которые очень напоминают растения акрохетиума.

Семейство хетангиевые (Chaetangiaceae)

Представители этого семейства, близкого к гельминтокладиевым, построены также по многоосевому принципу. Главные их отличия заключаются в том, что поверхностные клетки ассимиляционных нитей слагаются в сплошной коровой слой, а нити гонимобласта окружены оберткой из тонких перепутанных нитей, в результате чего формируется мешковидный концентакул с отверстием на вершине для выхода карпоспор. Кроме того, семейство характеризуется наличием обызвествленных форм. Среди них широко известна *галаксаура* (Galaxaura) — одна из самых обычных водорослей в тропических морях Мирового океана. В большей или меньшей степени обызвествленное и вильчато-разветвленное слоевище галаксауры имеет весьма характерный облик. Любопытная особенность видов этого рода (а их описано около 70) заключается в том, что гаметофит и спорофит, будучи оба макроскопическими растениями, заметно различаются по анатомическому строению. Это служило поводом для описания их как отдельных видов, и к настоящему времени систематика этого рода изрядно запутана.

ПОРЯДОК ГЕЛИДИЕВЫЕ (GELIDIALES)

Гелидиевые — небольшая, хорошо очерченная группа красных водорослей. В ней выделяют всего одно семейство и 8 родов. Ауксиллярные клетки, как и у немалиевых, отсутствуют, но еще до оплодотворения рядом с карпогонной ветвью образуются многочисленные мелкоклеточные нити. Это особая питающая ткань, в которой развиваются нити гонимобласта.

Все гелидиевые — исключительно морские обитатели, ограниченные в своем распространении тропическими морями и теплыми морями умеренных широт. Во многих странах они известны не только ученым. Среди багрянок, дающих желирующие вещества, гелидиевые занимают одно из заметных мест, являясь сырьем для добычи самого ценного и высококачественного фикоколлоида — агара. В нашей стране гелидиевые в качестве источника агара не используют, поскольку они встречаются только в южных морях СССР и запасы их здесь невелики.

Центральный и наиболее обширный (около 40 видов) род этой небольшой единообразной группы водорослей — *гелидиум*. Познакомившись с ним, можно составить представление обо всем порядке в целом. Виды гелидиума — некрупные хрящеватые растения длиной от нескольких сантиметров до нескольких десятков сантиметров. Первоначально цилиндрическое слоевище гелидиума имеет заметно выраженную в эволюции тенденцию уплощаться, поэтому у многих видов конечные веточки или даже целые слоевища становятся сдавленно-цилиндрическими и совсем плоскими, приобретая форму ланцетовидных листочков. Одной из характерных черт рода, как и всего порядка, является двустороннее и перистое ветвление, хотя у ряда просто устроенных видов преобладает еще неправильное расположение ветвей вокруг всего слоевища (рис. 167, *1*). Кроме того, примитивным видам свойственно ползучее слоевище, которое нередко приобретает дорсовентральное строение. Главные ветви при таком строении стелются по субстрату, цепляясь за него дополнительными ризоидами — присосками. Склонность к образованию стелющихся ветвей проявляется не только у простоорганизованных видов. Нередко это связано со специфическими условиями обитания. Гелидиевые весьма характерны для прибойной скалистой литорали, где более других способны удержаться стелющиеся, плотно прикрепленные к камням формы водорослей.

Все гелидиевые построены по одноосевому типу. Верхушечная клетка главной оси в результате деления поперечной перегородкой отделяет вниз клетки. Каждая из этих клеток, в свою очередь, отчленяет вбок четыре перицентральные клетки — вначале по одной справа и слева, позднее еще две, при этом все четыре располагаются крестообразно (рис. 152, *1*). Из перицентральных клеток возникают разветвленные ветви ограниченного роста, клетки которых, будучи очень тесно расположенными, образуют псевдопаренхимную ткань. Конечные ответвления этих веточек, плотно смыкаясь, формируют внешнюю кору. В процессе формирования слоевища клетки центральной оси вытягиваются в длину и становятся очень тонкими, вследствие этого различить центральную ось в относительно старых частях слоевища почти невозможно. От клеток внутренней части слоевища развивается множество тонких ризоидов. У гелидиума основная масса ризоидов сосредоточена по периферии внутренней части слоевища ближе к коровому слою. Таким образом, особенностью строения гелидиума является образование псевдопаренхимной структуры в результате плотного расположения клеточных нитей, слагающих слое-

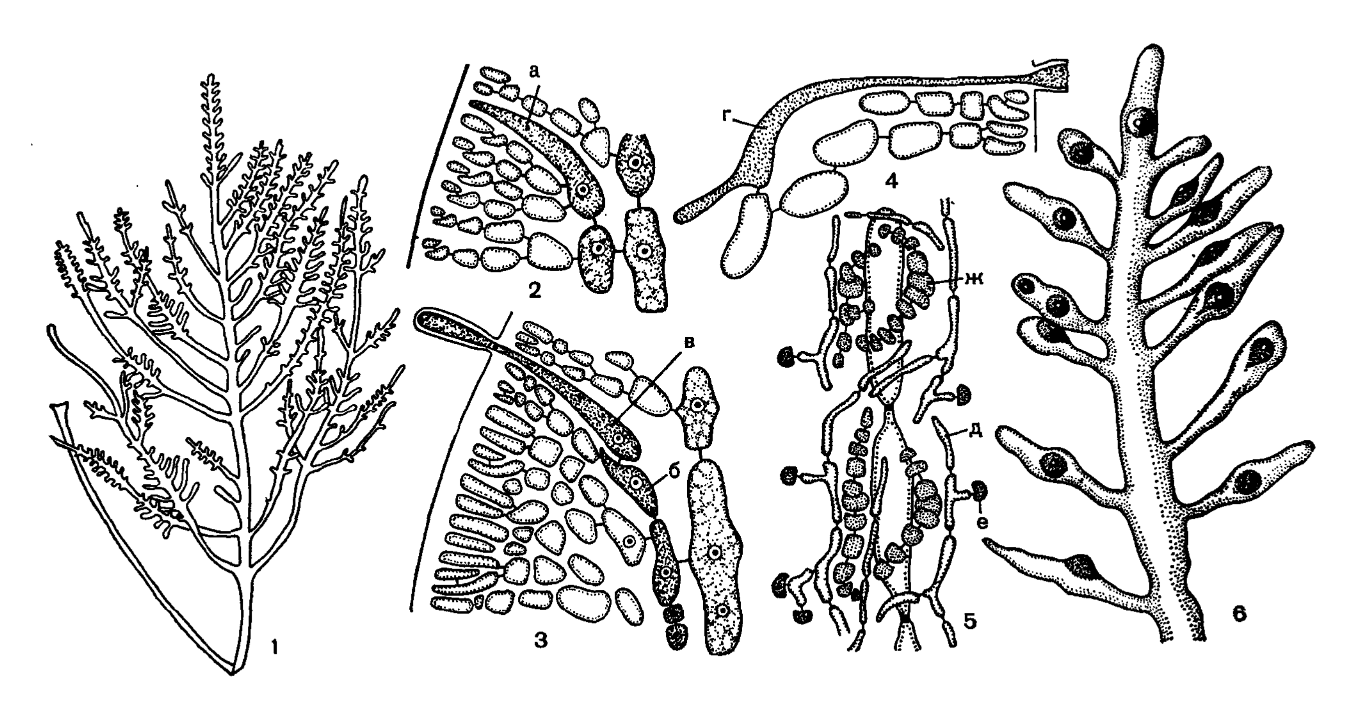


Рис. 167. Строение и размножение Gelidium:

1 — внешний вид растения; *2—5* — развитие карпогонной ветви и гонимобласта; *6* — веточка с цистокарпами. *а* — инициальная клетка карпогонной ветви, *б* — несущая клетка, *в* — карпогон, *г* — клетка слияния, *д* — клетки нитей гонимобласта, *е* — карпоспоры, *ж* — питающая ткань.

вище, и сильное развитие толстостенных ризоидов, выполняющих, по-видимому, механическую роль. Эти особенности хорошо заметны на поперечном срезе через слоевище (рис. 152, *2*). Наличие или отсутствие ризоидов и место, где они образуются, служат хорошим таксономическим признаком для разграничения родов гелидиевых.

Клетки гелидиевых многоядерные, содержат множество пластинчатых хлоропластов и лишены пиреноидов.

Размножается гелидиум половым и бесполым способом. При этом отличить гаметофиты от спорофитов можно только по органам размножения. Тетраспорангии собраны группами на конечных уплощенных веточках вблизи их вершин (рис. 158, *3*). Здесь тетраспорангии располагаются беспорядочно или правильными параллельными рядами. Материнской клеткой тетраспорангия становится поверхностная коровая клетка, которая в процессе созревания спорангия погружается в глубь коры. Тетраспорангии делятся крестообразно с образованием одноядерных тетраспор, или, изредка, двухядерных биспор.

Мужские и женские органы размножения развиваются на разных растениях. Сперматангии образуются на вершине молодых веточек и на основных ветвях. Поверхностные коровые клетки вытягиваются, теряют окраску и превращаются в материнскую клетку сперматангия, которая отчленяет от себя один сперматангий. После его выхода та же клетка может образовать еще один сперматангий. Образование сперматангиев ограничено отдельными участками слоевища, которые имеют форму неправильных пятен. На этих участках все коровые клетки становятся материнскими клетками сперматангиев.

Карпогоны и затем цистокарпы возникают на специальных коротких веточках, которые в зрелом состоянии легко отличить от вегетативных по внешнему строению. Обычно они уплощенные, эллиптической или овальной формы. Клетка, дающая начало карпогону, располагается во внутренней коре, ближе к центру слоевища (рис. 167, *2—5*). Эта инициальная клетка сильно вытягивается и достигает поверхности слоевища. Позднее она делится поперек, отчленяя карпогон с длинной трихогиной. При этом нижняя клетка остается в качестве несущей и к карпогонной ветви непосредственно не относится. Таким образом, карпогонная ветвь гелидиума одноклеточная. По мере развития карпогона, еще до оплодотворения, в непосредственной близости от него возникают дополнительные мелкоклеточные нити, образующие рыхлую питающую ткань. После оплодотворения карпогон увеличивается в размерах и постепенно сливается с несущей клеткой.

В результате этого слияния, а в ряде случаев и слияния несущей клетки также с соседними вегетативными клетками образуется крупная клетка слияния. Она продолжает увеличиваться в размерах и окружается вегетативными клетками, но нового слияния между ними здесь уже не происходит. Клетка слияния выпускает несколько лопастных отростков. На их вершине образуются клеточные перегородки, отделяющие первичные клетки гонимобласта, из которых после повторных делений развиваются нити гонимобласта. По мере развития они стелются между клетками центральной части слоевища, образуя спутанные массы, а не пучки, как у многих флоридеевых. Процесс оплодотворения стимулирует образование питающих клеток. После него они возникают в еще большем количестве и сливаются с нитями гонимобласта. По мере созревания гонимобласта некоторые клетки его нитей увеличиваются в размерах, вытягиваются и отчленяют в сторону поверхности слоевища одну или несколько крупных карпоспор. В месте развития гонимобласта кора приподнимается и образует крышу цистокарпа.

На ранних стадиях прорастания спор гелидиума (как тетраспор, так и карпоспор) формируется плотный узелок клеток, от которого вниз отходит один или несколько первичных ризоидов. Из этого узелка очень быстро вырастают вертикальные побеги. Характер прорастания гелидиевых весьма своеобразен и не похож на таковой остальных багрянок.

Если сравнить гелидиевые с остальными красными водорослями, то сразу бросается в глаза, что это не только четко очерченная, но и достаточно сильно обособленная группа. До последнего времени считали, что провести какие-либо родственные связи между порядком гелидиевых и другими багрянками невозможно. Это объясняется тем, что не были изучены детали развития женской генеративной системы и гонимобласта гелидиевых. Однако на основе современных знаний все-таки можно говорить о связи гелидиевых с немалиевыми, с одной стороны, и с криптонемиевыми — с другой. Так же как у некоторых немалиевых, карпогон гелидиевых после оплодотворения сливается с клеткой карпогонной ветви или с несущей клеткой последней. Гонимобласт в обеих группах состоит из разветвленных нитей диффузного роста. Слоевище здесь и там имеет одноосевое строение. В обеих группах имеются специальные питающие нити, которые тесно связаны с карпогонной ветвью. Нити гонимобласта развиваются из карпогона. С другой стороны, существуют филогенетические связи гелидиевых с водорослями семейства дюмонтиевых (порядок криптонемиевых). У последних уже есть ауксиллярные ветви, но морфологически они настолько подобны питающим нитям гелидиевых, что это сходство позволяет считать их гомологичными структурами, т. е. имеющими одинаковое происхождение.

ПОРЯДОК КРИПТОНЕМИЕВЫЕ (CRYPTONEMIALES)

У криптонемиевых уже имеются специальные ауксиллярные клетки. Они закладываются до оплодотворения на особых дополнительных ветвях в отдалении от карпогонных ветвей или в непосредственной близости к ним, образуя прокарп. Нити гонимобласта развиваются из ауксиллярных клеток после слияния их с карпогоном.

Слоевище криптонемиевых имеет различную форму (от цилиндрической до пластинчатой и корковидной) и различное анатомическое строение (как одноосевого, так и многоосевого типа). Целая группа водорослей обладает обызвествленным слоевищем. Клетки одноядерные и многоядерные, с одним или несколькими хлоропластами пластинчатой или чечевицеобразной формы, лишенными пиреноидов. Рост осуществляется одной или несколькими апикальными клетками, в формировании слоевища ряда водорослей участвует особая меристема. Для семейства кораллиновых весьма характерен интеркалярный рост.

У криптонемиевых имеется чередование гаметофита и тетраспорофита, сходных по внешнему и внутреннему строению. Тетраспорангии, крестообразно или зонально разделенные, развиваются по-разному: одиночно, в сорусах, нематециях, концептакулах. Сперматангии развиваются так же, как тетраспорангии. Карпогонные ветви простые или разветвленные, обычно многоклеточные; они возникают отдельно друг от друга или по нескольку вместе в сорусах, нематециях или концептакулах.

После церамиевых криптонемиевые — самый крупный порядок красных водорослей. Он включает 13 семейств, 110 родов и более 900 видов, распространенных по всему Мировому океану.

Семейство дюмонтиевые (Dumontiaceae)

Наиболее примитивное семейство дюмонтиевых включает множество родов, встречающихся преимущественно в морях умеренных зон. Они растут в северных частях Атлантического и Тихого океанов, а также у берегов Южной Австралии; гораздо реже встречаются дюмонтиевые в тропической зоне. Более других в отечественных морях известна водоросль *дюмонтия* (Dumontia, табл. 20, *2*). Ее можно встретить на мелководье, часто в литоральных лу-

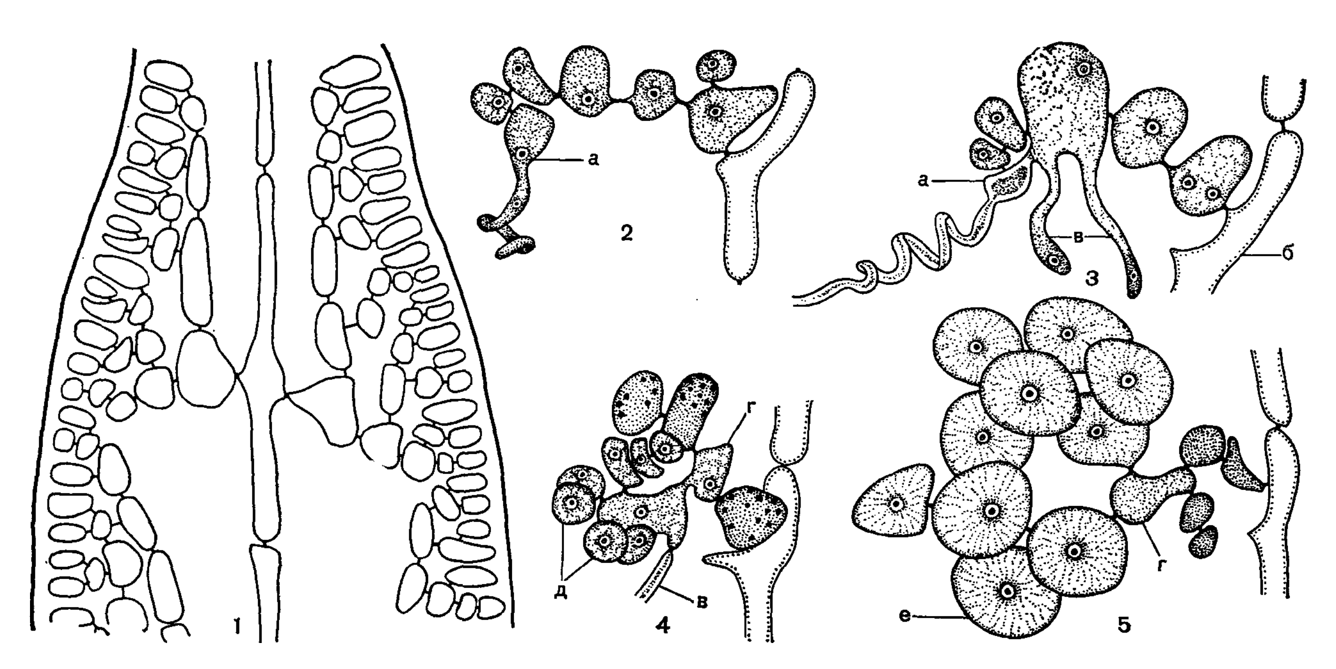


Рис. 168. Строение и размножение Dumontia:

1 — продольный срез у вершины веточки; 2 — карпогонная ветвь; 3 — эта же ветвь после оплодотворения; 4, 5 — развитие гонимобласта из ауксиллярной клетки. *а* — карпогон, *б* — несущая клетка, *в* — соединительные нити, *г* — ауксиллярная клетка, *д* — первые клетки гонимобласта, *е* — карпоспоры.

жах во внутренних частях заливов и бухт. Особенно хорошо развивается дюмонтия в биоценозе двустворчатого моллюска мидии. В скоплениях мидий богатая органика и отсутствие прямого удара волн сочетаются с хорошей аэрацией. Мягкие слизистые растения дюмонтии могут быть длиной 20—60 *см*. Ее слоевище построено по одноосевому типу (рис. 168, *1*). Как и у других водорослей с таким строением, верхушечная клетка поперечной или косой перегородкой отделяет вниз сегменты, от каждого из которых образуется по 4 перицентральных клетки, дающих начало радиально расходящимся пучкам разветвленных клеточных нитей. В верхних частях клетки этих нитей смыкаются и образуется сплошной псевдопаренхимный коровой слой. Единственная центральная ось с возрастом теряется, и слоевище становится полым. Вертикальное слоевище возникает из базальной корки, которая состоит из стелющейся системы однорядных нитей и плотно расположенных вертикальных нитей, как правило, коротких и мало разветвленных. При сильном развитии новые корки могут налегать на старые. В отличие от вертикального слоевища базальная часть многолетняя и служит для переживания неблагоприятных условий.

При прорастании спор первые деления приводят к образованию шаровидных клеточных структур, которые при дальнейшем развитии превращаются в корковидную подошву. Отдельные нити этой подошвы, разрастаясь, дают вертикальное слоевище дюмонтии.

По сложности организации дюмонтия занимает срединное положение в семействе: в нем можно выделить и роды, построенные более просто, чем дюмонтия, и более специализированные. У низкоорганизованных дюмонтиевых центральная ось покрыта мутовками разветвленных ассимиляционных нитей, которые располагаются свободно и соединены лишь сильно развитой слизью. Эти формы очень напоминают растения батрахоспермума. У более высокоорганизованных видов эти нити смыкаются, образуя сплошной коровой слой. У еще более сложно устроенных дюмонтиевых, как, например, у арктического вида *дилсеи съедобной* (Dilsea edulis), на ранних стадиях рост пластинчатого слоевища осуществляется верхушечной клеткой, но очень быстро деятельность ее прекращается, а из конечных клеток ассимиляционных нитей, лежащих ближе всего к верхушечной клетке, формируется краевая поверхностная меристема, за счет которой происходит рост растений.

При половом размножении дюмонтии сперматангии образуются на мужских растениях из поверхностных коровых клеток. Материнская клетка сперматангия последовательно отчленяет до трех сперматангиев. При сильном их развитии почти вся поверхность муж-

ских растений бывает покрыта сперматангиями. Обычно мужские растения дюмонтии мельче, чем женские.

Особенности развития женской репродуктивной системы и карпоспорофита дюмонтиевых заключаются в том, что карпогонная и ауксиллярная ветви развиваются по всему слоевищу, во внутренней его части отдельно друг от друга (причем ауксиллярных ветвей больше, чем карпогонных). После оплодотворения карпогон сливается со средней клеткой карпогонной ветви, иногда с несколькими. Из образовавшейся клетки слияния вырастают две или три длинные соединительные нити, которые достигают ауксиллярных ветвей (рис. 168, *2*, *3*). Собственно ауксиллярной клеткой служит одна из срединных клеток ауксиллярной ветви. После слияния с соединительными нитями из ауксиллярной клетки развивается несколько коротких разветвленных нитей гонимобласта. При созревании все клетки этих нитей превращаются в карпоспоры. Зрелые гонимобласты лишены специальной обертки и погружены в коровую ткань растения (рис. 168, *4*, *5*). Если проанализировать строение карпогонной и ауксиллярной ветвей у всех дюмонтиевых, становится очевидным, что это структуры гомологичные, т. е. имеющие одинаковое происхождение.

Тетраспорангии образуются из поверхностных клеток коры и разбросаны по слоевищу. В месте образования тетраспорангиев кора толще, чем в стерильной части слоевища. У дюмонтии они крестообразно разделенные, но у других членов семейства встречаются и зонально разделенные тетраспорангии.

Органы полового и бесполого размножения у дюмонтии образуются на сходных по строению макроскопических растениях, т. е. эта водоросль обладает изоморфной сменой форм развития. Это нельзя сказать обо всех членах семейства. У *акросимфитона* (Acrosymphyton) обнаружен тетраспорофит, который заметно отличается от половых растений и очень напоминает тетраспорофиты некоторых видов боннемезонии.

Дюмонтиевые занимают несколько обособленное положение в порядке криптонемиевых. Они обладают однокарпогонной системой — каждая несущая клетка образует только одну карпогонную ветвь. Все остальные семейства порядка (так полагают в настоящее время) связаны более тесным родством и имеют общего предка, который характеризуется многокарпогонной женской системой, когда на одной несущей клетке развивается несколько карпогонных ветвей. В ходе эволюции эта многокарпогонная система претерпевала изменения и у многих родов вторично преобразовалась в однокарпогонную.

Семейство каллимениевые (Kallymeniaceae)

Семейство каллимениевых является центральным семейством порядка, обладающим многокарпогонным строением женской половой системы. Из шести относимых к семейству родов только три занимают в нем достаточно твердое положение. Это *каллимения* (Kallymenia), *пугетия* (Pugetia) и *каллофиллис* (Callophyllis). Лучше всего изучены виды первого рода, поэтому на них удобнее всего рассмотреть особенности семейства в целом.

Пластинчатые листовидные растения *каллимении почковидной* (Kallymenia reniformis) можно встретить в северной части Атлантического океана и в Средиземном море. Растет она в сублиторали на значительных глубинах, но доходит и до нижней границы литорали. Молодые растения каллимении состоят обычно из небольшой цельной пластины, сидящей на короткой ножке и прикрепленной к грунту дисковидной подошвой. К концу первого сезона роста на пластине развиваются органы размножения. После периода плодоношения бóльшая часть пластины отпадает. В начале следующего сезона по краю оставшейся части пластины возникают пролификации, сама пластина разрывается на лопасти и все слоевище становится многораздельным. Конструкция пластины многоосевая, это можно видеть на поперечном срезе через край пластины (рис. 169, *1*). Клетки центральных нитей длинные и узкие. Разветвляясь к поверхности, они образуют внутреннюю кору из одного или двух слоев округлых клеток и внешнюю, также из одного-двух слоев, но уже мелких плотно расположенных клеток. Отдельные клетки центральных нитей очень сильно увеличиваются в размерах и выпускают множество отростков, которые соединяются вторичными порами с обычными клетками и с отростками других таких же клеток. В результате образуется сплошная система звездчатых клеток. Роль этой «ткани», по-видимому, механическая: она помогает довольно тонким пластинам противостоять действию волн. Интересно, что по сравнению с другими пластинчатыми багрянками каллимения чаще сохраняет целостность пластины. Возможно, причина этого кроется как раз в наличии своеобразной механической ткани в центре слоевища. В росте каллимении важную роль играет краевая меристема.

Особый интерес представляет развитие женской половой системы и гонимобласта у каллимении. У нее, как и у многих других водорослей этого порядка, несущая клетка карпогонной ветви возникает от клетки внутренней коры и, увеличиваясь в размерах, ориентируется внутрь слоевища. Каждая несущая клетка отчленяет

несколько первичных клеток карпогонных ветвей. Их может быть и шесть, и шестнадцать. Эти клетки, в свою очередь, делятся, образуя трехклеточные карпогонные ветви, и только некоторые из них так и остаются в одноклеточном состоянии, не подвергаясь дальнейшему развитию (рис. 169, *2*). Трихогины всех карпогонов одной несущей клетки вытягиваются одновременно. Часто это длинные, спирально закрученные образования. Сразу после оплодотворения происходит кратковременное соединение карпогона с нижней клеткой карпогонной ветви. Вскоре после этого нижние клетки карпогонных ветвей образуют короткие выросты, которые вытягиваются и сливаются с несущей клеткой. Одновременно с этим трихогина, карпогон и подкарпогонная клетка уменьшаются в размерах и постепенно дегенерируют. После соединения нижних клеток всех карпогонных ветвей с несущей образуется очень крупная клетка слияния, которая более чем в 2 раза превышает диаметр несущей клетки. От клетки слияния образуется множество лопастных и трубчатых выростов. Раньше считали, что каллимении свойствен прокарп, так как клетку слияния принимали за ауксиллярную, а лопастные выросты, идущие от клетки слияния,— за первичные нити гонимобласта. Но потом было установлено, что это соединительные нити, растущие в направлении ауксиллярной клетки и сливающиеся с ней. Ауксиллярная система располагается отдельно, независимо от карпогонной. В общей сложности от одной клетки слияния может отходить более десятка соединительных нитей. Они простираются среди нитей центральной части слоевища и могут быть приняты за вегетативные нити. Соединительные нити толще вегетативных, при значительной длине они не разделяются клеточными перегородками, весьма редко ветвятся и не соединяются вторичными порами с вегетативными клетками.

Ауксиллярные клетки также отделяются от клеток внутренней коры. Они очень напоминают несущие клетки карпогонных ветвей. Подобно им, ауксиллярные клетки также отчленяют несколько клеток, которые, однако, дальнейшим делениям не подвергаются. Нет сомнения в том, что ауксиллярная и карпогонная системы — гомологичные образования. Вероятно, первая сформировалась из второй в результате утраты функции оплодотворения и приобретения питающей функции. После слияния с ауксиллярной клеткой соединительная нить вблизи места слияния заметно утолщается и делится, отчленяя от себя первичные клетки гонимобласта. Таким образом, у каллимении гонимобласт берет начало не от ауксиллярной клетки, а от соединительной нити, но только

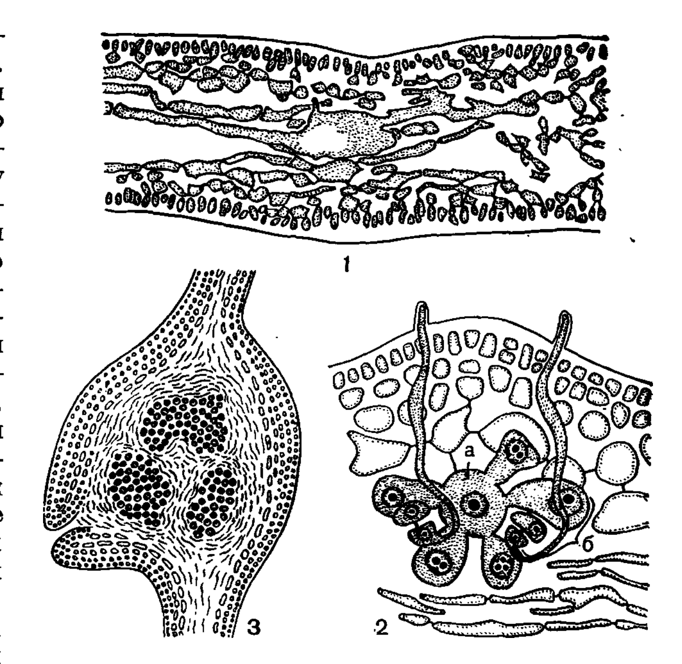


Рис. 169. Kallymenia:

1 — поперечный срез слоевища; *2* — карпогонная система; *3* — поперечный срез через зрелый цистокарп. *а* — несущая клетка, *б* — карпогонная ветвь.

после слияния ее с ауксиллярной клеткой. В зрелом гонимобласте трудно различить нитчатое строение, скорее он имеет вид скопления клеток. По мере созревания гонимобласта окружающая вегетативная ткань раздувается и образуется тонкий перикарп. Клетки гонимобласта превращаются в карпоспоры, крупная ауксиллярная клетка дегенерирует, и остается скопление карпоспор, разбросанных почти по всему слоевищу (рис. 169, *3*).

Крестообразно разделенные тетраспорангии развиваются на бесполых растениях и разбросаны среди клеток внешней коры, хотя развитие их начинается во внутренней коре.

Если сравнить между собой все водоросли семейства, то становится очевидным, что наиболее примитивные члены семейства — это те, у которых внутренняя часть слоевища построена узкими ризоидными нитями, на одной несущей клетке образуется несколько карпогонных ветвей, а карпогонная и ауксиллярная ветви удалены друг от друга. Наоборот, высокоорганизованные представители характеризуются сердцевиной паренхимного вида, одной карпогонной ветвью на несущей клетке и наличием прокарпа. В соответствии с этим каллимению следует считать примитивным представителем семейства, тогда как наиболее специализированным родом оказывается каллофиллис.

Виды каллофиллиса — глубоководные организмы. В нашей стране наибольшего разнооб-

разия они достигают в морях Дальнего Востока, однако общее количество живущих здесь видов назвать весьма затруднительно: обитая в сублиторали труднодоступных районов, этот интересный род остается пока почти неизученным. В переводе на русский язык название этой водоросли звучит как «красиволистный». Плоские пластинчатые слоевища каллофиллиса отличаются от каллимении многократно разветвленной и разделенной пластиной и вследствие этого очень разнообразной формой. Рост слоевища, как у каллимении, происходит в результате деятельности краевой меристемы. На поперечном срезе видно, что внутренняя часть слоевища построена из крупных округлых клеток, между которыми простираются, нередко в большом количестве, тонкие гифообразные клеточные нити (рис. 153, *2*).

Развитие карпогонной системы и первые стадии после оплодотворения здесь принципиально не отличаются от этих процессов у каллимении. Но в целом между двумя родами имеются серьезные различия, заключающиеся в том, что несущая клетка у большинства видов дает только одну, а не несколько карпогонных ветвей и гонимобласт начинает развиваться из первой клетки слияния, которая образуется из соединения нижней клетки карпогонной ветви, несущей клетки и дополнительных клеток, отчленившихся ранее от несущей. При таком ходе развития гонимобласта несущая клетка карпогонной ветви является одновременно и ауксиллярной. Иными словами, у каллофиллиса можно говорить о наличии прокарпа.

Мужские растения каллофиллиса мельче женских, так же как и тетраспоровых. Сперматангии образуются по 2—3 от поверхностных клеток внешней коры.

Крестообразно разделенные тетраспорангии разбросаны почти по всему слоевищу. Образуются они от клеток внутренней коры как одноклеточная ветвь.

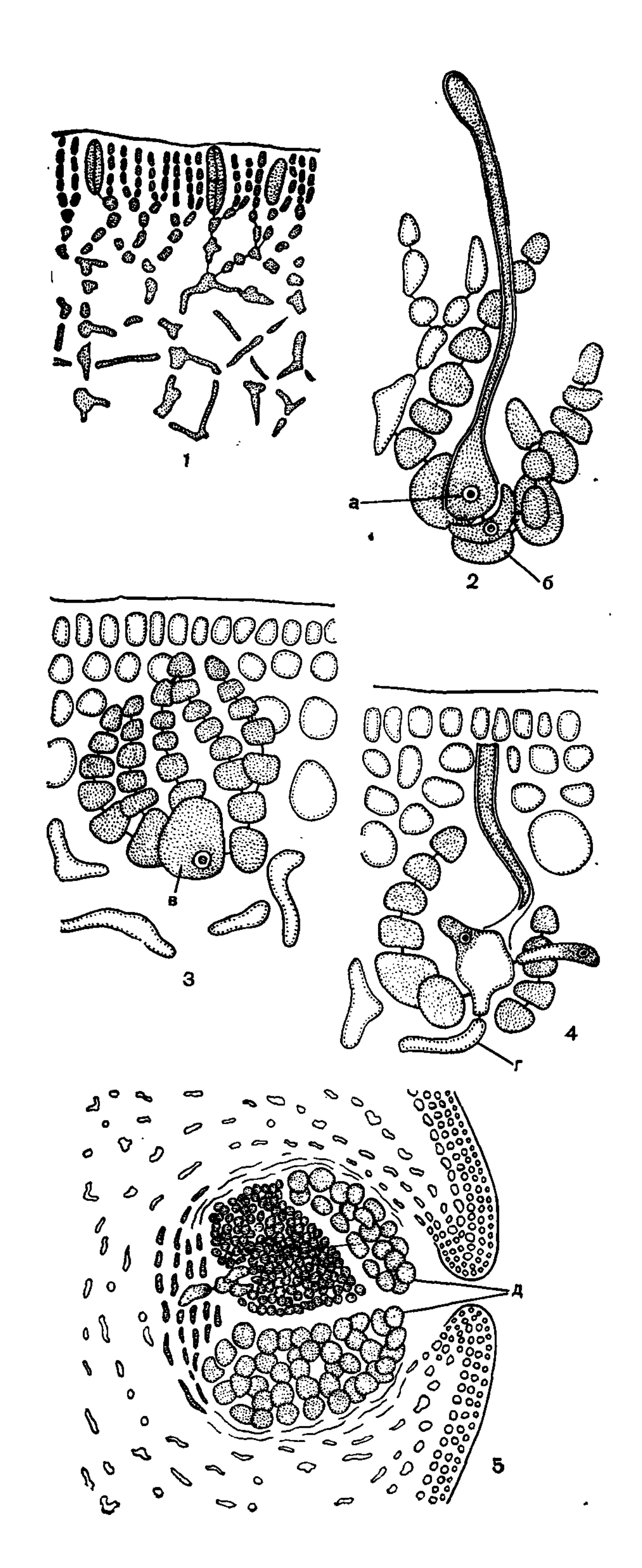


Рис. 170. Строение и размножение Grataeloupia:

1 — поперечный срез слоевища; *2* — карпогонная система; *3* — ауксиллярная система; *4* — оплодотворенный карпогон; *5* — зрелый цистокарп. *а* — карпогон, *б* — несущая клетка, *в* — ауксиллярная клетка, *г* — соединительные нити, *д* — карпоспоры.

Семейство криптонемиевые (Cryptonemiaceae)

Водоросли семейства криптонемиевых имеют однокарпогонную половую систему, которая, по-видимому, сформировалась в результате уменьшения числа карпогонных ветвей в первоначально многокарпогонной структуре.

Семейство криптонемиевых — одно из обширных в порядке. В нем известно 19 родов, распространенных в теплых морях. В южные моря Советского Союза заходят лишь очень немногие роды с наиболее широкими ареалами. В первую очередь из них следует упомянуть род *грателупия* (Grataeloupia). Внешняя форма видов грателупии весьма разнообразна и служит важным критерием для их разграниче-

ния. Слоевище кожистое или хрящеватое, крупное, длиной от 5 до 75 *см*, уплощенное или пластинчатое, сильно и неправильно разветвленное или простое. Построено оно по многоосевому плану. На поперечном срезе через слоевище видно, что внешняя кора состоит из трех-четырех слоев плотно расположенных изодиаметрических клеток. Внутренняя кора более рыхлая, так же как и центральная часть. Клетки центральных осевых нитей имеют длинные отростки своеобразной звездчатой формы. Среди них развиваются многочисленные ризоиды, придающие центральной ткани сетчатое строение (рис. 170, *1*).

Женская репродуктивная система располагается на клетках внутренней коры. Несущая клетка двухклеточной карпогонной ветви образует, кроме нее, еще несколько дополнительных клеточных нитей, собранных в виде пучка (рис. 170, *2*). Точно так же и в ауксиллярной системе одна базальная клетка несет на себе пучок клеточных нитей, при этом более густой, чем в карпогонной системе. Эта базальная клетка и служит ауксиллярной (рис. 170, *3*). Карпогонная и ауксиллярная ветви отделены друг от друга. Прокарп у изученных представителей семейства до сих пор не обнаружен. Хотя отсутствие прокарпа следует считать признаком, свидетельствующим о незначительной специализации, характер карпогонной и ауксиллярной ветвей позволяет думать, что обе происходят из многокарпогонной структуры, которую мы встречаем у каллимениевых. Это предположение вызвано наличием дополнительных клеточных нитей, которые отходят наряду с карпогонной и ауксиллярной ветвями от их несущих клеток. От оплодотворенного карпогона тянутся соединительные нити, которые сливаются с ауксиллярной клеткой (рис. 170, *4*). После слияния из нее развиваются разветвленные нити гонимобласта, собранные густым пучком. Созревая, многие клетки гонимобласта превращаются в карпоспоры. Специальной обертки вокруг гонимобласта не образуется, но по мере того, как нити гонимобласта растут к поверхности слоевища, коровая ткань приподнимается и в ней образуется отверстие для выхода карпоспор (рис. 170, *5*).

Бесполое размножение осуществляется тетраспорами, которые возникают в крестообразно разделенных спорангиях и разбросаны по всему слоевищу. Иногда в месте образования тетраспор наружная кора утолщается, приобретая нематециевидную форму.

Семейство хореоколаксовые (Choreocolaceae)

Небольшое семейство хореоколаксовых включает два хорошо известных паразитических рода — *хореоколакс* (Choreocolax) и *гарвейелла* (Harveiella). Оба рода паразитируют на родомеловых из порядка церамиевых, образуя на их поверхности бесцветные или слабоокрашенные подушечки диаметром до 1 *мм*. Часть слоевища этих водорослей погружена в ткани хозяина. Она представлена разветвленными нитями, которые соединяются с клетками хозяина вторичными порами или специальными присосками. От эндофитных нитей разрастаются на поверхности подушковидные или бородавчатые образования, устроенные очень просто и состоящие из вильчато-разветвленных нитей, расходящихся веером. К вершине клетки нитей уменьшаются в размерах и, смыкаясь, образуют мелкоклеточную кору.

Систематическое положение семейства хореоколаксовых нельзя считать строго установленным. При развитии женской половой системы несущая клетка, кроме карпогонной ветви, дает начало дополнительным нитям, как у криптонемиевых. Но, с другой стороны, ауксиллярная клетка отделяется от несущей, и только после оплодотворения, а это свойственно церамиевым водорослям. Возможно, это семейство следует исключить из порядка криптонемиевых и поместить в порядок церамиевых, тем более что у красных водорослей паразитические виды всегда оказываются родственными организмам-хозяевам. До тех пор пока вопрос этот не решен, семейство Choreocolaceae по традиции остается в порядке криптонемиевых.

Семейство сквамариевые (Squamariaceae)

Водоросли четырех семейств порядка обладают одним весьма характерным признаком — органы размножения у них развиваются в нематециях, т. е. среди специальных нитчатых образований на поверхности слоевища. Наиболее обширными и своеобразными среди этих семейств являются сквамариевые и кораллиновые.

Семейство сквамариевых характеризуется стелющимся корковидным слоевищем, более или менее плотно прикрепленным к субстрату нижней поверхностью. Корки сквамариевых мягкие, и только очень немногие представители семейства имеют слегка обызвествленное слоевище. У *пейссонелии* (Peyssonnelia) вначале образуется однослойная пластина, от клеток которой поднимаются простые или разветвленные вертикальные нити, собранные в плотную псевдопаренхимную ткань. На нижней поверхности слоевища развиваются ризоиды (рис. 171, *1*).

Когда сквамариевые, в частности пейссонелия, созревают, на поверхности слоевища можно видеть образование нематециев. Группы

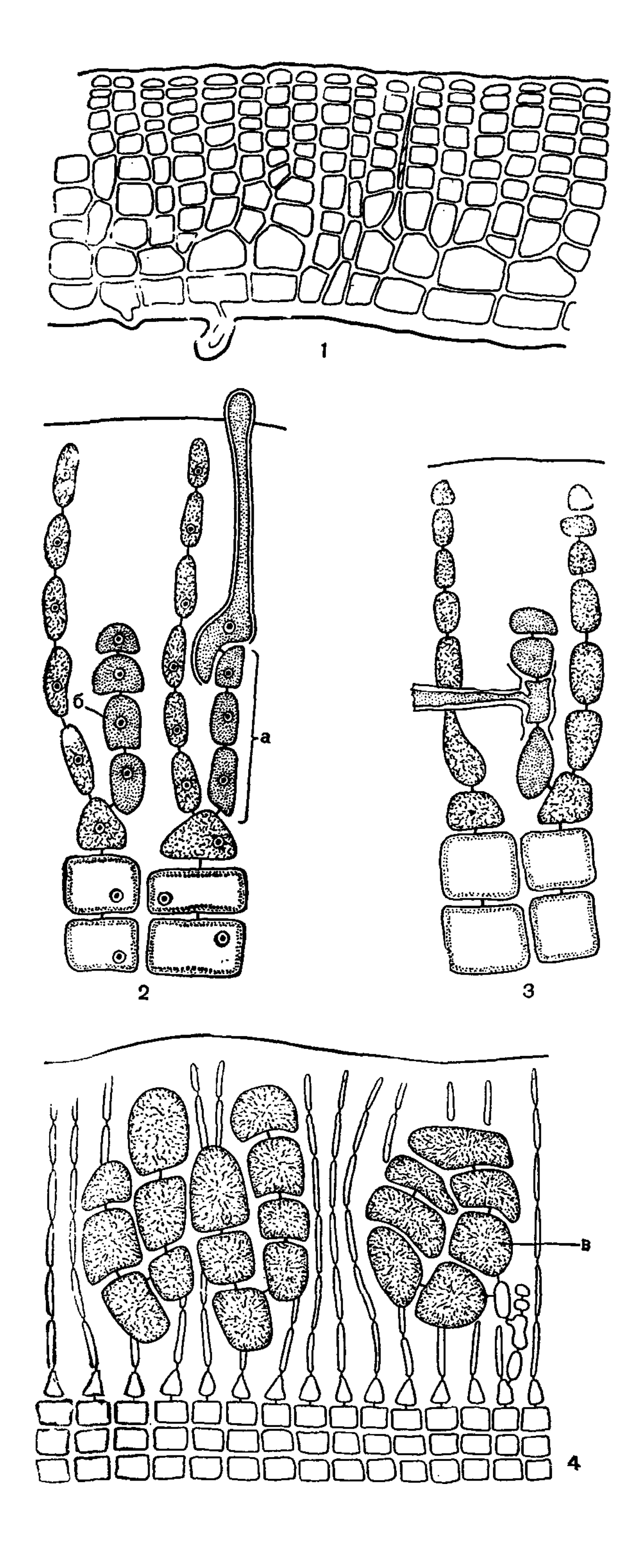


Рис. 171. Строение и размножение Peyssonnelia:

1 — вертикальный срез через корку; 2 — карпогонная (а) и ауксиллярная (б) ветви; 3 — слияние соединительной нити с ауксиллярной клеткой; 4 — гонимобласты. в — карпоспоры.

поверхностных клеток прорастают с образованием многоклеточных вертикальных нитей. При образовании сперматангиев клетки нитей нематеция отчленяют вбок несколько перицентральных, которые служат материнскими клетками сперматангиев (рис. 159, *4*).

Нити женских нематециев у пейссонелии состоят из 6—8 клеток. Самая нижняя клетка такой нити производит карпогонную или ауксиллярную ветвь. Обе ветви, как правило, четырехклеточные (рис. 171, *2*). Оплодотворенный карпогон соединяется вначале с двумя клетками карпогонной ветви. Затем эта клетка слияния выпускает соединительные нити, которые соединяются с ауксиллярной клеткой — второй снизу на ауксиллярной ветви (рис. 171, *3*). В месте слияния начинается развитие гонимобласта. Он состоит из 8—12 клеток, превращающихся в конечном итоге в карпоспоры (рис. 171, *4*).

Крестообразно разделенные тетраспорангии развиваются также среди нитей нематеция от поверхностных клеток слоевища (рис. 158, *5*).

Из всех многочисленных водорослей семейства половое размножение известно только у пейссоннелии. Остальные водоросли размножаются тетраспорами. Этот факт позволяет предположить, что сквамариевые, размножающиеся только бесполым путем, являются формами развития других водорослей, а все семейство — искусственной группой. И действительно, в последнее время у некоторых багрянок, в частности у гигартиновых, найдены корковые стадии в циклах развития.

Семейство кораллиновые (Corallinaceae)

Это семейство занимает в порядке особое место. Оно характеризуется огромным многообразием форм. От остальных водорослей порядка, как и вообще от всех багрянок, кораллиновые отличить легко: слоевище их настолько пропитано известью, что их скорее можно принять за кораллы или камни, чем за водоросли. Кроме обызвествления, эти водоросли обладают еще одной своеобразной чертой: органы как полового, так и бесполого размножения у них образуются в особых вместилищах — концептакулах, которые сообщаются с внешней средой одним или несколькими отверстиями.

Систематики делят семейство на два подсемейства, различающиеся морфологией слоевища. Корковые и кораллоподобные водоросли объединяют в подсемейство *мелобезиевых* (Melobesioideae), а водоросли с членистым строением слоевища, растущие в форме кустиков, входят в подсемейство *кораллиновых* (Corallinoideae) (табл. 24). Такое деление водорослей семейства весьма удобно, потому что признак,

на котором оно основывается,— внешнее строение — легко бросается в глаза, но вряд ли его можно считать естественным. Различаясь строением взрослого слоевища, водоросли обоих подсемейств обнаруживают сходство по некоторым другим довольно важным признакам. Вероятно, эволюция в семействе шла по нескольким направлениям, каждое из которых включало как корковые, так и членистые формы. Данных об этом сейчас накапливается все больше, но их еще недостаточно, поэтому пересмотр классификации семейства — дело будущего.

Как мелобезиевые, так и кораллиновые встречаются во всех морях земного шара от Арктики до тропиков, но более разнообразно представлены в морях теплых широт.

Подсемейство мелобезиевые (Melobesioideae)

Род *мелобезия* (Melobesia) отличается наиболее простым строением. Виды этого рода растут в виде тонких корочек — чешуек на морских травах, водорослях, раковинах, плотно прилегая к ним всей нижней поверхностью. В начале развития слоевища на субстрате образуется небольшой клеточный диск. Этот диск растет в ширину за счет того, что от его краевых клеток радиально развиваются стелющиеся нити. Они могут располагаться рыхло, но чаще собраны в плотную псевдопаренхимную пластину (рис. 172, *1*). Таким образом, на первых порах корка мелобезии состоит из одного слоя клеток. Затем каждая клетка этой однослойной пластины отчленяет наверх по одной мелкой клетке. Эти клетки, если смотреть на пластину сверху, покрывают только небольшой передний участок диска и при этом никогда не обызвествляются. Называют эти клетки покровными. Позднее в клетках диска начинаются деления горизонтальными перегородками и образуются короткие плотно сомкнутые вертикальные нити. Корка становится многослойной (рис. 172, *2*). Вертикальные нити растут посредством апикальных клеток и интеркалярно. Мелобезиевые представляют собой один из редких примеров интеркалярного роста у красных водорослей.

Таким образом, в слоевище мелобезии, проследив за его развитием, можно различить два слоя — первичный базальный и вторичный вертикальный. Первый называют — г и п о т а л л и е м, второй — п е р и т а л л и е м. У остальных мелобезиевых принцип строения остается тот же: все они имеют эти два слоя. Не у всех водорослей подсемейства гипоталлий однослойный — количество клеточных слоев в базальной части различно у разных родов и служит важным критерием для их разделения. Когда слоевище сформировано, отличить гипоталлий от периталлия на вертикальном срезе через слоевище можно по форме и цвету клеток, а также по характеру их расположения.

Характерной особенностью мелобезиевых является образование особых клеток, несущих волоски,— трихоцитов. Это крупные, бедные содержимым клетки, лишенные покровных. Они образуются на поверхности слоевища, чаще по краю пластины, но по мере дальнейшего ее роста в ширину обрастают соседними нитями и оказываются во внутренних частях пластины. Волосок не является самостоятельной клеткой, он представляет собой прозрачный более или менее длинный вырост трихоцита (рис. 172, *3*). Через некоторое время волосок отпадает, и только перед моментом отпадения в его основании возникает поперечная перегородка. После отпадения волоска трихоциты нетрудно различить по крупным по сравнению с соседними клетками размерам и бедному содержимому.

Клетки гипоталлия, так же как и соседних нитей периталлия, соединяются между собой, но соединение это происходит не посредством вторичных пор, а в результате частичного растворения оболочек и прямого слияния соседних клеток.

С процессом размножения у мелобезиевых связано образование концептакулов. На месте будущего бесполого концептакула из нижних клеток периталлия образуются, чередуясь с обычными вегетативными, фертильные (плодоносные) нити. Каждая такая нить (у мелобезии она может быть очень короткой) оканчивается молодым тетраспорангием, над которым еще в самом начале его образования формируется маленькая клетка с густым содержимым. Вегетативные нити, окружающие спорангии, продолжают расти, но по мере того, как спорангий вытягивается в длину, они дегенерируют и исчезают и таким образом образуется полость концептакула. Нетронутыми остаются только верхние части стерильных нитей, расположенные выше тетраспорангиев. Эта ткань формирует крышу концептакула. Мелкие клетки над тетраспорангиями постепенно теряют цитоплазму и ядро и, оказываясь расположенными среди нитей крыши концептакула, приобретают вид слизистых пробок, закрывающих многочисленные поры, через которые выходят зонально поделенные спорангии, выдавливая при этом пробки (рис. 172, *4*).

Половые концептакулы мелобезии открываются одним отверстием. У *мелобезии Лежоли* (Melobesia lejolisii) в некоторых местах слоевища клетки, расположенные ниже покровных, начинают делиться с образованием коротких фертильных нитей (рис. 173, *1*). В этих нитях от каждой несущей клетки отчленяется наружу по две, очень редко по три мелкие клетки. Одна из них развивается в двухклеточную карпогон-

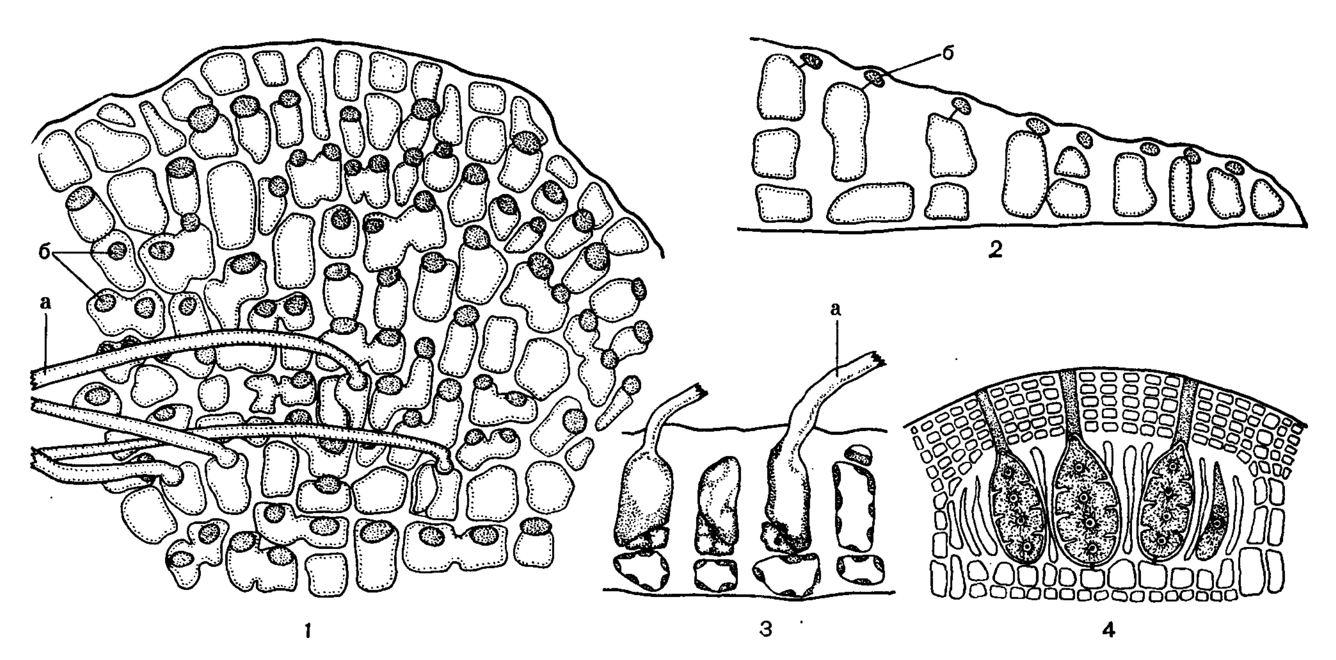


Рис. 172. Строение Melobesia:

1 — корка с поверхности; *2* — вертикальный срез через корку; *3* — трихоциты на вертикальном срезе; *4* — концептакул с тетраспорангиями. *а* — волоски, *б* — покровные клетки.

ную ветвь, другая или другие так и остаются неподеленными. Их считают недоразвитыми карпогонными ветвями. Только изредка можно видеть, как от одной несущей клетки отходит более чем одна карпогонная ветвь. Обычно развитие карпогонных ветвей происходит интенсивнее в центре плодоносного участка (или концептакула), чем на периферии, где обычно карпогонные ветви вообще не развиваются. По мере развития органов размножения окружающие клетки вытягиваются и разрастаются над плодоносным участком в виде клеточной крыши, оставляя лишь одно отверстие в центре. Так формируются женские концептакулы (рис. 173, *2*). После оплодотворения карпогон сливается с несущей клеткой, которая таким образом служит ауксиллярной (рис. 173, *3*). Затем все ауксиллярные клетки сливаются между собой в одну огромную клетку слияния. Нити гонимобласта вырастают по краю клетки слияния. На конце этих нитей образуются крупные карпоспоры (рис. 173, *4*).

Мужские концептакулы образуются на тех же пластинах, что и женские, в непосредственной близости от них. Из клеток, расположенных ниже покровных, развиваются клеточные нити. Самая нижняя клетка функционирует как клетка-ножка, ряды выше расположенных клеток являются материнскими клетками сперматангиев.

Около 25 видов мелобезии обитает в разных морях земного шара.

Род *литотамнион* (Lithothamnion) близок к мелобезии. Это название употребляют весьма часто, но не всегда точно. Часто под ним понимают разные известковые водоросли, имеющие вид массивных корок. По сравнению с мелобезией корки литотамниона значительно толще, часто они бородавчатые или снабжены более или менее длинными кораллоподобными выростами. Гипоталлий и периталлий многослойные, покровные клетки крупнее, чем у мелобезии, и покрывают поверхность слоевища целиком. Соединение клеток происходит в результате их слияния. Концептакулы располагаются на поверхности слоевища и устроены по тому же принципу, что у мелобезии.

Виды литотамниона — а их известно около 100 — описаны из различных морей, но многие из этих описаний сомнительны и требуют проверки.

Род *литофиллум* (Lithophyllum) по внешнему виду не всегда легко отличить от литотамниона. Толщина гипоталлия и периталлия в его многослойном слоевище варьирует таким образом, что отделить этот род от других при отсутствии концептакулов практически невозможно. Несмотря на большое сходство с литотамнионом, между этими родами имеются принципиальные различия. У литофиллума иначе происходит прорастание спор; клетки слоевища соединяются посредством вторичных пор; как бесполые, так и половые концептакулы сообщаются с внешней средой одной порой.

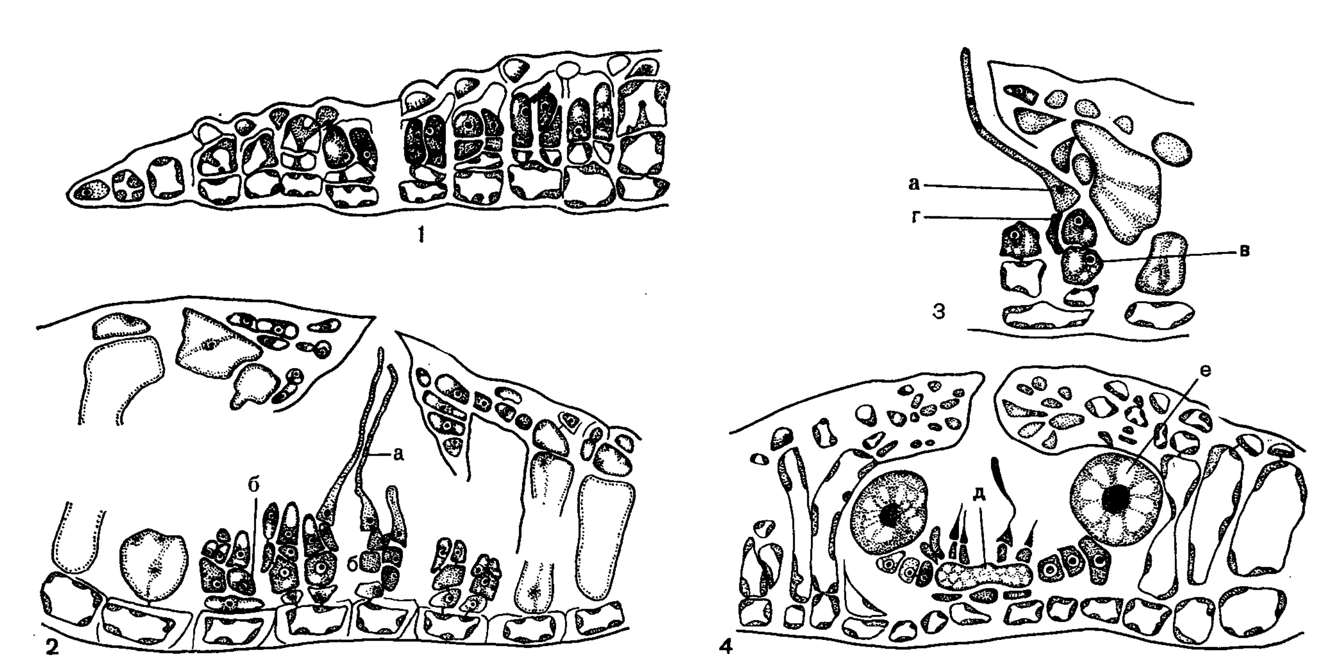


Рис. 173. Развитие гонимобласта Melobesia:

1 — начало образования фертильных нитей; *2* — концептакул со зрелыми карпогонами; *3* — часть концептакула после оплодотворения; *4* — концептакул со зрелым гонимобластом. *а* — карпогон с трихогиной, *б* — несущая клетка, *в* — ауксиллярная клетка, *г* — соединительная нить, *д* — клетка слияния, *е* — карпоспоры.

Внутреннее строение концептакулов известно не во всех подробностях. В тетраспоровых концептакулах спорангии образуются только по периферии дна концептакула. Карпоспорангии также формируются по краю клетки слияния.

В отличие от литотамниона водоросли из группы литофиллума имеют мелкие споры.

Подсемейство кораллиновые (Corallinoideae)

Членистые кораллиновые характеризуются вертикальным разветвленным слоевищем, в котором обызвествленные членики чередуются с лишенными извести сочленениями. В морях СССР чаще других можно найти кораллину и амфироа. Это наиболее важные представители подсемейства. Каждый из этих родов соединяет в себе признаки целой группы родов и отражает отдельную линию эволюции.

Род *кораллина* (Corallina) включает невысокие растения, очень красивые благодаря перистому и вильчатому ветвлению (табл. 24; рис. 174,*1*). Вертикальное слоевище образуется на базальной части, которая здесь развита в меньшей степени, чем у корковых, и намного проще устроена. При прорастании образуется многослойная корка, в которой можно различить гипоталлий и периталлий. Вертикальные побеги построены по фонтанному типу. Членики всегда пропитаны известью, хотя обызвествление обычно не затрагивает внутренних частей и ограничено корой. Нити внутренней части слоевища состоят из клеток одинакового размера, расположенных поперечными рядами (на продольном срезе). Несколько слоев коровых клеток заканчивается у поверхности одним слоем покровных клеток. Последние отсутствуют только над апикальными клетками, осуществляющими рост в длину. Центральные и коровые клетки часто сливаются друг с другом. Сочленение никогда не обызвествляется и состоит из одного ряда параллельно расположенных длинных толстостенных клеток. В начале образования сочленения оно бывает покрыто корой, которая впоследствии разрушается (рис. 174, *2*, *3*, *4*).

У кораллины концептакулы образуются на вершине веточек. При образовании бесполых концептакулов вершины конечных веточек уплощаются, апикальные клетки перестают расти и отчленяют начальные клетки тетраспорангиев. Одновременно с развитием последних происходит разрастание окружающих клеток, в результате которого образуется крыша концептакула. Спорангии делятся зонально (рис. 158, *6*). Не все материнские клетки тетраспорангиев достигают зрелости. Часть из них остаются стерильными.

Половые растения кораллины более неправильно разветвлены и гуще покрыты концептакулами. Развитие женского концептакула начинается с того, что из апикальных клеток центрального пучка нитей образуются плодо-

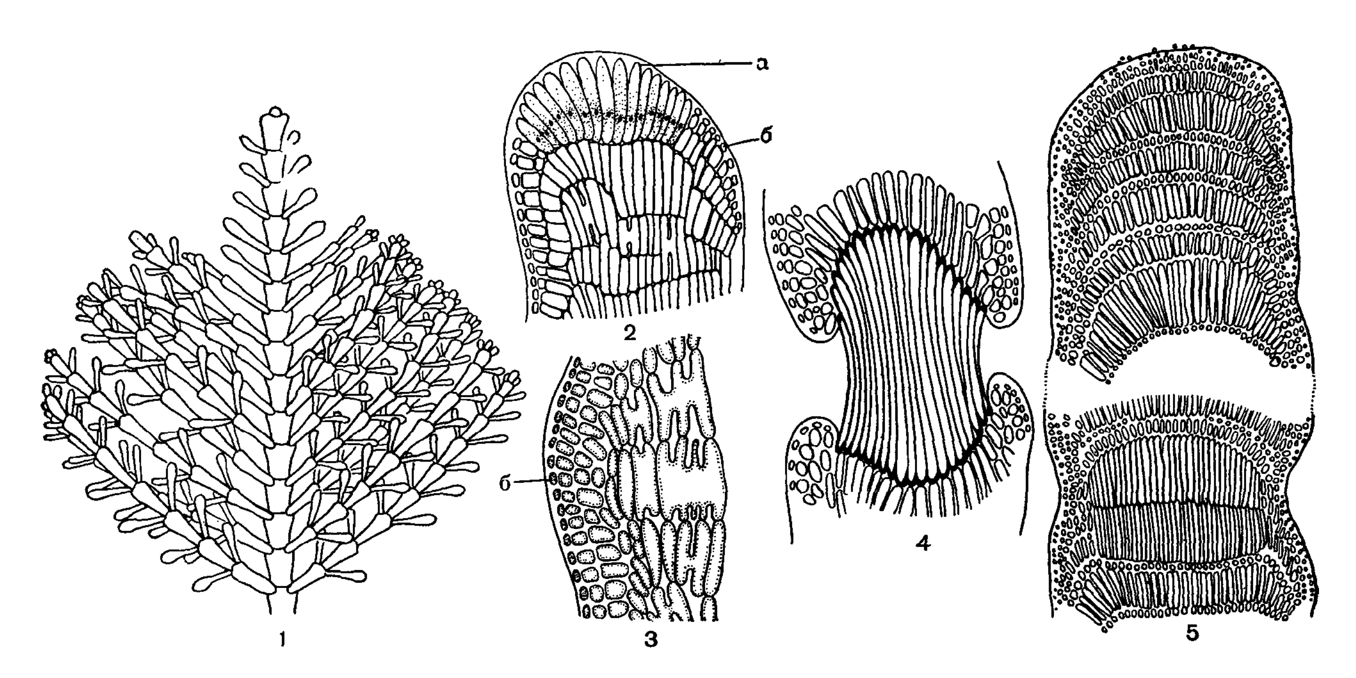


Рис. 174. Строение кораллиновых:

1 — внешний вид веточки Corallina; *2—5* — продольные срезы (*2* — через вершину веточки Corallina, *3* — через членик, *4* — через сочленение, *5* — через вершину веточки Amphiroa — видны зоны коротких и длинных клеток и двухрядное сочленение). *а* — апикальные клетки, *б* — покровные клетки.

носные нити. Их строение и развитие подобны таковым у мелобезии. В зрелом концептакуле различается крупная клетка слияния с нитями гонимобласта по краю. Мужские концептакулы кораллины имеют на вершине довольно длинный клювик, в середине которого проходит длинный выводной канал. Сперматангии образуются на дне и боковых стенках концептакула и имеют весьма характерную форму. Они расширены (наподобие головки) на переднем конце и вытянуты в длинный узкий хвост на заднем.

Род *амфироа* (Amphiroa) отличается меньшим числом видов и более ограниченным географическим распространением. Вильчато-разветвленные растения амфироа также состоят из отчетливых члеников, однако в их образовании прослеживаются еще некоторые примитивные черты, сближающие этот род с нечленистыми кораллиновыми. Клетки центральных нитей расположены упорядоченно, дугообразными поперечными зонами, причем зона длинных клеток чередуется с зоной коротких. Снаружи центральный пучок ограничен мелкоклеточной корой. Но если у кораллины первое сочленение формируется очень рано, одновременно с возникновением вертикального слоевища, то у амфироа сочленения возникают, когда ткани проростков уже достаточно сильно дифференцировались. Сочленения состоят из нескольких рядов клеток. Имеются вторичные поры (рис. 174, *5*).

Концептакулы располагаются на боковой поверхности ветвей и формируются за счет коровых клеток. На начало развития любого концептакула указывает секреция поверхностными клетками слизистых веществ, которые образуют своего рода шапку в месте будущего концептакула. В то же самое время начинает формироваться свод концептакула. Группа коровых клеток, лежащих под поверхностными, вытягивается перпендикулярно поверхности слоевища. Это клетки, за счет которых позднее образуется полость концептакула. Над ними продолжается образование мелких коровых клеток, формирующих свод концептакула. Дальнейшее развитие бесполых и половых концептакулов идет разными путями. Тетраспорангии берут начало от коровых клеток, лежащих на дне концептакула, и располагаются кольцом по периферии дна концептакула. По мере созревания тетраспорангиев длинные клетки над ними разрушаются с образованием полости. В процессе развития мужских концептакулов с момента возникновения материнских клеток сперматангиев начинается разрушение будущей полости концептакула, так же как и клеток первичного свода, так что крыша сформированного концептакула образуется вторично в результате разрастания окружаю-

щих тканей. Сперматангии — мелкие овальные клетки — развиваются на дне концептакула. Женские концептакулы формируются так же, как мужские. В зрелом концептакуле можно видеть крупную клетку слияния с кольцом нитей гонимобласта, отходящих по ее краю.

Стараясь понять филогенез криптонемиевых, ученые исходят из того, что различные направления развития в порядке (впрочем, как и во всем классе флоридеевых) находят отражение прежде всего в характере строения женской половой системы и в особенностях развития гонимобласта. Основными критериями служат наличие или отсутствие прокарпа, число клеток в карпогонной и ауксиллярной ветвях, место образования ауксиллярной клетки.

Раньше все семейства порядка делили на две группы — имеющие прокарп и не имеющие такового. Но чем глубже изучают эти водоросли, тем очевиднее становится, что специализация ауксиллярной системы может идти у разных водорослей независимо. И действительно, во многих семействах наряду с родами, у которых карпогонная и ауксиллярная ветви образуются отдельно, можно найти роды, уже имеющие в той или иной мере развитый прокарп. По современным воззрениям (заметим, что их также нельзя считать непогрешимыми), одним из важных признаков, на который опираются при построении классификации криптонемиевых, является одно- или многокарпогонный характер женской половой системы. Считается, что многокарпогонный аппарат, свойственный многим криптонемиевым, возник очень давно из однокарпогонного, но позднее у некоторых родов однокарпогонная система могла возникнуть вновь в результате редукции многокарпогонной. Наиболее примитивным семейством порядка считают дюмонтиевые. Они имеют ауксиллярные ветви, изолированные от карпогонных, и оба типа ветвей состоят из большого числа клеток. Однокарпогонная система здесь — первичное образование. Наиболее отчетливо многокарпогонная структура проявляется в семействе каллимениевых; в других семействах с одной карпогонной ветвью на несущей клетке наличие на ней же нескольких стерильных клеточных нитей свидетельствует о том, что, по крайней мере в некоторых случаях, эта структура образовалась в результате редукции числа карпогонных ветвей.

Таким образом, эволюция в пределах порядка криптонемиевых шла в направлении образования, во-первых, прокарпа, во-вторых, многокарпогонной структуры, а затем вторичного ее упрощения и, в-третьих, усложнения анатомического строения. Как известно, эволюция различных признаков происходит независимо, и в порядке криптонемиевых сплошь и рядом можно встретить водоросли, которые по одним признакам следует считать высокоорганизованными, тогда как по другим — примитивными. В результате оказывается, что понять эволюцию группы в целом и истинные связи семейств друг с другом трудно. Несомненно, современную классификацию порядка нельзя признать до конца разработанной.

Связь порядка с другими багрянками также остается неясной, хотя имеются свидетельства сходства отдельных криптонемиевых с водорослями порядка гигартиновых.

ПОРЯДОК ГИГАРТИНОВЫЕ (GIGARTINALES)

Гигартиновые — чрезвычайно разнообразная группа с нечеткими границами. Это разнообразие проявляется во внешнем и внутреннем строении, в строении органов размножения, в особенностях развития гонимобласта. Уже само количество входящих в порядок семейств — а их насчитывается 21 — говорит о большой его неоднородности. Единственным критерием для выделения порядка служит то, что ауксиллярной клеткой у этих водорослей является обычная клетка слоевища. Однако есть гигартиновые, у которых ауксиллярной клеткой служит несущая, что можно наблюдать и у криптонемиевых. По мере изучения этих водорослей границы между упомянутыми порядками становятся все менее ясными и определение этих границ часто доступно лишь опытным специалистам. Идет постоянный процесс перемещения родов из порядка в порядок. Нередки случаи, когда детали развития оплодотворенного карпогона очень трудно разгадать и объяснить и разные исследователи на одном и том же микроскопическом препарате могут видеть разные вещи. По-видимому, справедливо утверждение о том, что стабильность существующей классификации красных водорослей иллюзорна и что из всех порядков только один — церамиевых — достаточно хорошо отграничен.

Семейство круориевые (Cruoriaceae)

Это семейство представляет как раз пример того, о чем было только что сказано. До недавнего времени эту небольшую группу корковых водорослей помещали в порядок криптонемиевых. По облику круориевые очень напоминают водоросли из семейства сквамариевых, но отличаются структурой. Вертикальные нити, поднимающиеся от гипоталлия, соединены довольно рыхло и легко отделяются друг от друга (рис. 175, *1*). Наиболее известны в семействе *круория* (Cruoria) и *петроцелис* (Petrocelis).

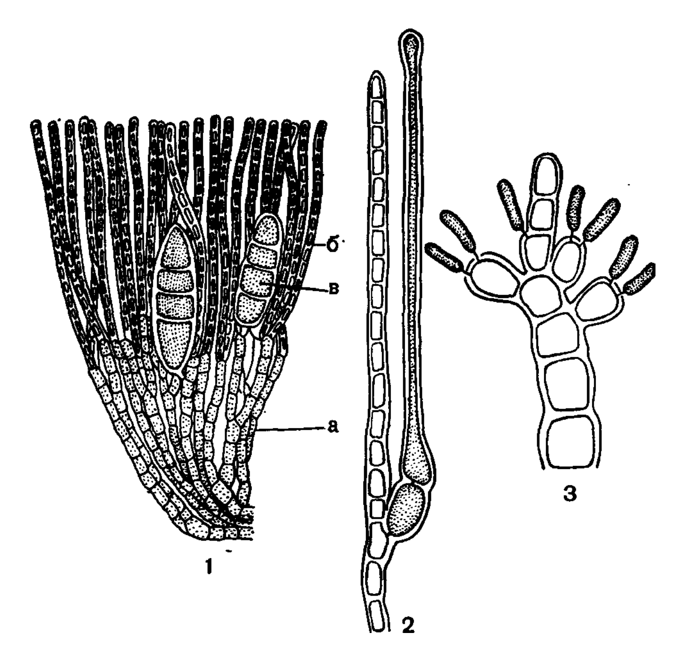


Рис. 175. Строение и размножение Cruoria:

1 — вертикальный срез через корку; *2* — карпогонная ветвь; *3* — веточка со сперматангиями. *а* — базальный слой, *б* — вертикальные нити, *в* — тетраспорангии.

Размножение круориевых изучено до сих пор довольно плохо. У круории двух -,трехклеточная карпогонная ветвь образуется как веточка ассимиляционной вертикальной нити (рис. 175, *2*). После оплодотворения из карпогона вырастают соединительные нити, которые сливаются с обычными вегетативными клетками соседних нитей. Гонимобласт развивается от соединительных нитей. Клетки в верхних частях ассимиляционных нитей отчленяют по одной боковой клетке, которые дают по 2—3 сперматангия (рис. 175, *3*). Тетраспорангии, зонально или крестообразно разделенные, образуются из клеток вертикальных нитей интеркалярно или как одноклеточные боковые веточки этих нитей. Для многих круориевых известно только бесполое размножение.

У водорослей остальных 20 семейств гигартиновых гонимобласт начинает развиваться из ауксиллярной клетки, а не от соединительных нитей, как у круориевых. Все они делятся на две группы: в первой гонимобласт растет внутрь слоевища, во второй — наружу.

Семейство иемастомовые (Nemastomaceae)

Семейство немастомовых включает 4 тепловодных рода водорослей различной формы — от плоской широкопластинчатой до цилиндрической вильчато-разветвленной. Анатомическое строение лучше всего изучено у рода *платома* (Platoma). Слоевище платомы состоит из уплощенных вильчато- или неправильно разветвленных ветвей. При прорастании спор вначале формируется базальная подушка из плотно соединенных нитей. Из нее вырастают вертикальные побеги. Группы из 4—6 нитей растут вместе, одним пучком, скрепленные слизью (рис. 176, *1*). Так образуется центральная ось слоевища фонтанного строения. Пучки боковых ветвей располагаются рыхло и соединяются посредством слизи. От нижних клеток боковых ветвей отходят ризоиды, спускающиеся по слоевищу.

Таким образом, строение немастомовых весьма напоминает строение примитивных представителей порядков немалиевых и криптонемиевых (рис. 176, *2*).

По мере усложнения организации происходит более плотное соединение коровых клеток, так что, например, у *шизимении* (Schizymenia) нитчатую структуру коры можно различить с большим трудом. Центральная часть слоевища шизимении построена из тонких рыхлых нитей, что хорошо видно на поперечном срезе. Широкопластинчатое слоевище ее растет в результате деятельности краевой меристемы (рис. 176, *3*).

Каковы же особенности размножения немастомовых? У платомы карпогонная ветвь возникает на одной из нижних клеток ветвей укороченного роста. Соединительные нити вырастают прямо из карпогона и сильно вытягиваются в длину, пока не соединятся с ауксиллярной клеткой, которой служит одна из клеток соседних ветвей ограниченного роста. Первая клетка гонимобласта отчленяется к поверхности слоевища и дает густой пучок нитей, большинство клеток которых превращается в карпоспоры. Гонимобласты не имеют обертки и лежат между ассимиляционными нитями (рис. 176, *4*). Зонально разделенные тетраспорангии разбросаны по слоевищу. Они образуются как одноклеточные боковые веточки коровых нитей.

Семейство филлофоровые (Phyllophoraceae)

Семейство филлофоровых интересно с разных точек зрения. С одной стороны, в него входят такие полезные водоросли, как филлофора и анфельция, промысел которых ведется у нас в Черном, Белом и дальневосточных морях. С другой — некоторым филлофоровым свойственны отклонения от нормального цикла развития, изучение которых важно для решения проблемы циклов развития у красных водорослей. Семейство невелико по объему, оно объединяет 8 родов, из которых заслуживают упоминания гимногонгрус (Gymnogong-

rus), филлофора (Phyllophora, рис. 177, *1—3*) и анфельция (Ahnfeltia, рис. 177, *4*).

Филлофора распространена почти во всех морях СССР. В Черном море заросли ее, известные под названием «филлофорное поле Зернова», достигают промысловых размеров. Слоевище филлофоры небольшое, пластинчатое, линейной, клиновидной или овальной формы, разветвленное дихотомически, пальчато или неправильно. Внутренняя часть слоевища, сложенная крупными бесцветными клетками, ограничена тонким коровым слоем. Кора состоит из мелких плотно соединенных клеток, расположенных вертикальными рядами, по 1—4 в ряд (рис. 177, *2*).

Органы размножения обычно располагаются на специальных листочках. Ряд видов филлофоры характеризуется полным циклом развития, в котором представлены все формы — гаметофиты, карпоспорофит и свободноживущий тетраспорофит. У *филлофоры перепончатолистной* (Phyllophora membranifolia) половые растения двудомные. При образовании сперматангиев из поверхностных клеток возникают веточки, на которых, в свою очередь, образуются сперматангии. При этом более длинные плодоносные веточки чередуются с более короткими, и вследствие этого на поверхности слоевища, под внешней оболочкой, образуются своего рода углубления, дно которых выложено сперматангиями. Благодаря такому способу образования сперматангиев поверхность мужских листочков становится мелкоячеистой (рис. 177, *3*).

Трехклеточная карпогонная ветвь сидит на клетке, которая является и ауксиллярной (рис. 177, *2*). Нити гонимобласта начинают расти внутрь слоевища среди клеток особой питающей ткани, которая возникает еще до оплодотворения. Большинство клеток гонимобласта превращается в карпоспоры, выходящие наружу в результате разрушения стенки цистокарпа, образованной толстой многорядной корой. Сорусы тетраспорангиев расположены в нематециях, имеющих форму подушечек, на свободноживущих спорофитах.

Но есть виды филлофоры, у которых цикл развития проходит иначе. На женских гаметофитах после оплодотворения карпогона развиваются шаровидные нематеции, в которых образуются тетраспоры. Долгое время эти нематеции принимали за другую, паразитическую водоросль. По новейшим данным, это явление можно объяснить следующим образом. По-видимому, здесь карпоспорофит редуцируется до зиготы, которая непосредственно превращается в карпоспору. Карпоспора дает начало тетраспорофиту, который также морфологически редуцирован и развивается на гаметофите, как

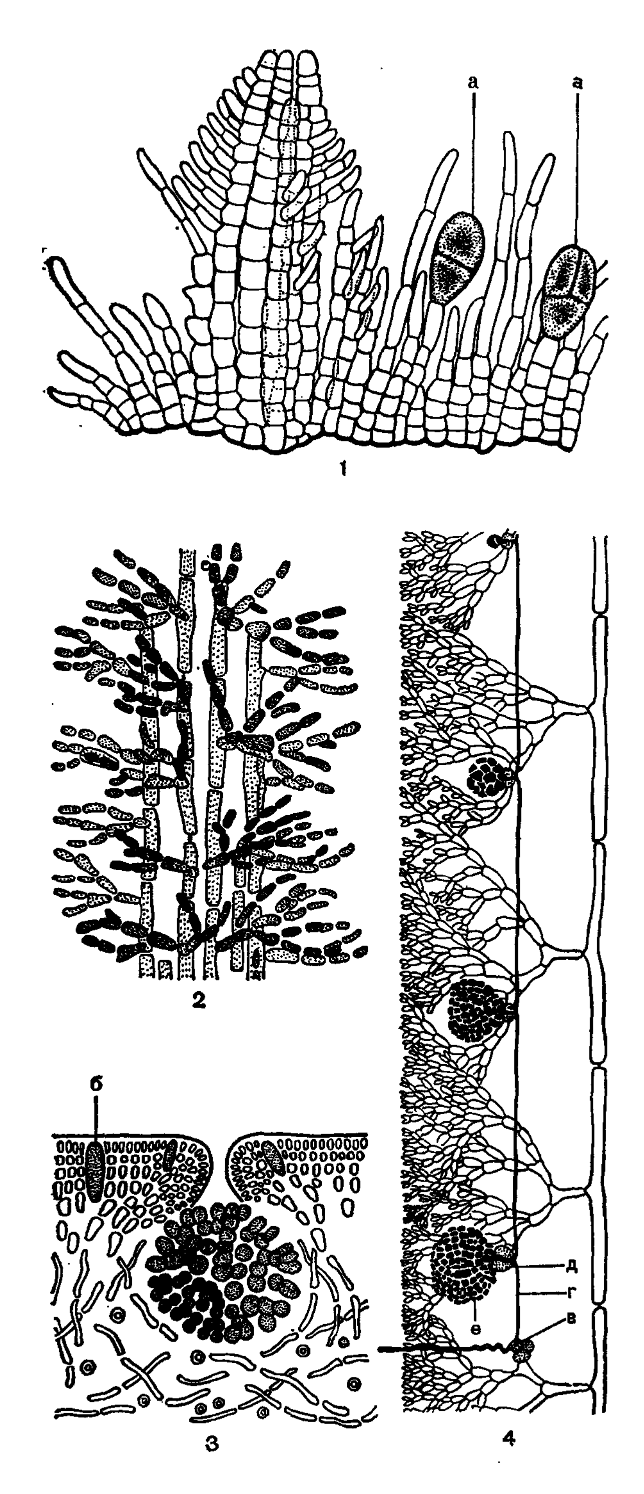


Рис. 176. Строение и размножение немастомовых:

1 — ювенильная стадия Platoma; *2* — часть молодого вертикального побега; *3* — поперечный срез слоевища Schizymenia со зрелым гонимобластом; *4* — развитие гонимобласта у Platoma. *а* — тетраспорангии, *б* — железистые клетки, *в* — карпогонная ветвь, *г* — соединительная кить, *д* — ауксиллярная клетка, *е* — гонимобласт.

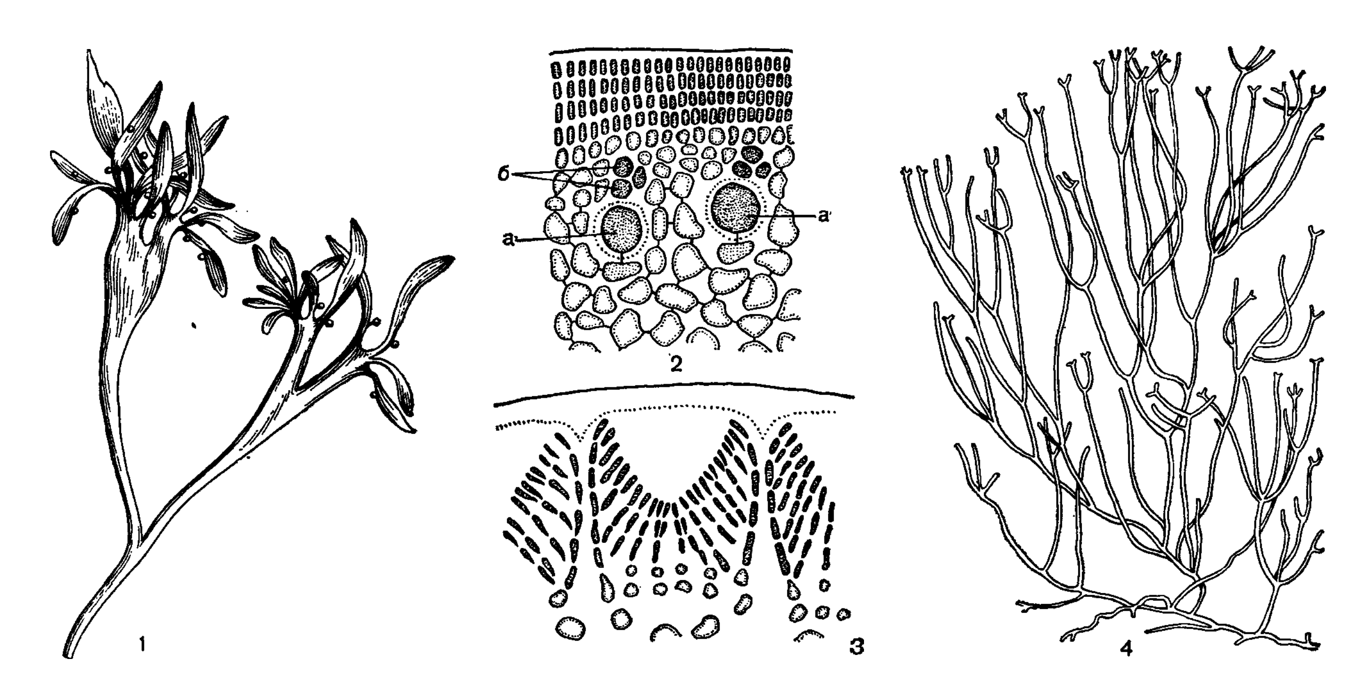


Рис. 177. Строение и размножение филлофоровых:

1 — растение Phyllophora с нематециями; *2* — поперечный срез слоевища Phyllophora; *3* — сперматангии на поперечном срезе; *4* — растение Ahnfeltia. *а* — ауксиллярная клетка, *б* — карпогонная ветвь.

паразит. Сходные явления наблюдаются в цикле развития близкого к филлофоре рода *гимногонгрус*. По сравнению с филлофорой этот род относится к более тепловодным организмам и поэтому распространен южнее. Только три вида гимногонгруса (из 40 известных в настоящее время) заходят в самые южные моря СССР — Черное и Японское.

Род *анфельция* (табл. 39, рис. 177, *4*) распространен в северных частях Атлантического и Тихого океанов и заходит в Арктику. Анфельция — главное сырье агаровой промышленности в СССР. Ее добывают в Белом море и у побережья Сахалина. Для анфельции очень характерна неприкрепленная форма роста, которая как раз и образует промысловые скопления. В таких скоплениях анфельция размножается только вегетативным путем. У прикрепленных видов, кроме вегетативного, известно размножение моноспорами, которые развиваются в нематециях. Способность к половому размножению утеряна у анфельции полностью.

Семейство гигартиновые (Gigartinaceae)

Небольшое семейство гигартиновых включает пять родов, из них в наших морях обитают четыре — *гигартина* (Gigartina), *хондрус* (Chondrus), *иридея* (Iridea) и *родоглоссум* (Rhodoglossum). Все они обладают сходным строением, но различаются особенностями органов размножения. Слоевище гигартиновых может быть цилиндрическим, сдавленным или пластинчатым, разветвленным или рассеченным (табл. 20, *4*; 21, *2*). Характерной формой ветвления является вильчатое; нередко все ветви покрыты пролификациями. В отличие от филлофоровых структура слоевища гигартиновых отчетливо нитчатая. Это хорошо видно на поперечном срезе через слоевище любой водоросли семейства. В центральной части и во внутренней коре тонкие нити рыхло переплетаются наподобие сети. Внешняя кора построена более плотно, но и в ней нетрудно проследить мелкоклеточные дихотомически-разветвленные нити (рис. 178, *2*).

Крестообразно разделенные тетраспорангии развиваются группами. У хондруса и иридеи они возникают на клетках центральной части слоевища как короткие разветвленные нити, все клетки которых при созревании превращаются в тетраспоры (рис. 158, *2*). У гигартины и родоглоссума тетраспорангии образуются из клеток внутренней части коры. В этом случае они располагаются цепочками, так как в тетраспорангии превращаются несколько клеток каждой коровой нити. Таким образом, если у последних двух родов тетраспорангии соответствуют обычным вегетативным клеткам, то у первых — это дополнительные образования. Характер развития тетраспорангиев — важный, часто единственный признак, помогающий

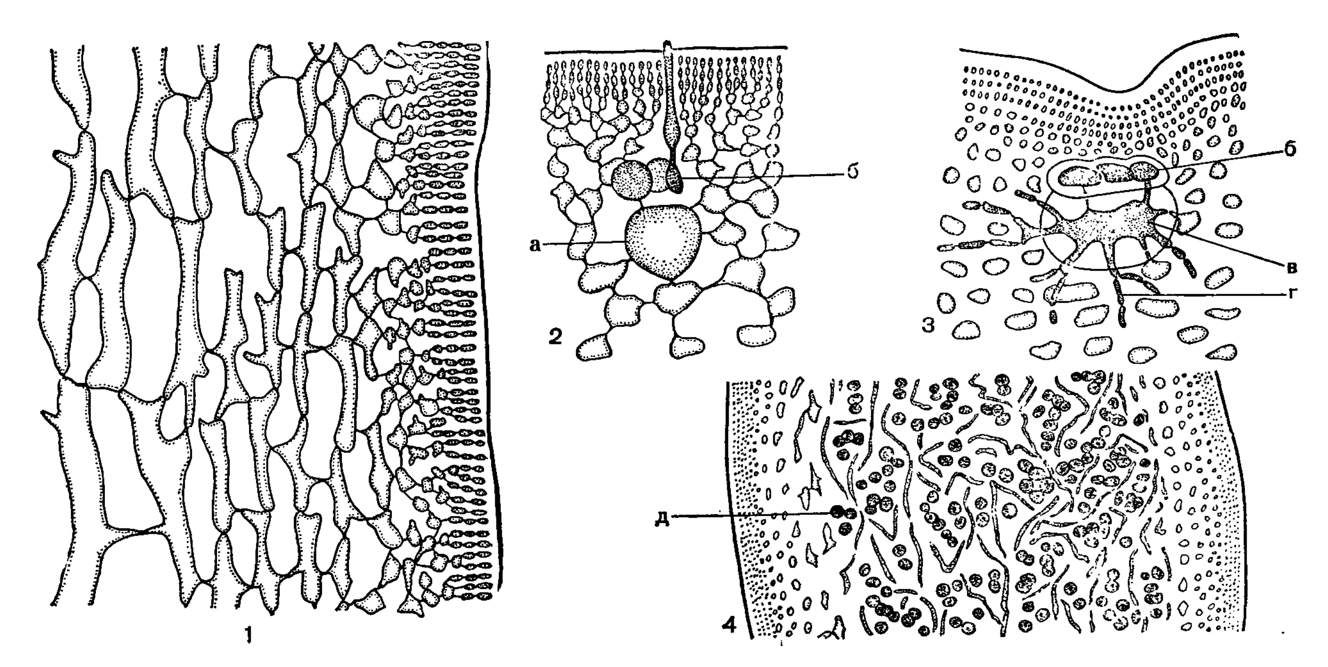


Рис. 178. Строение и размножение гигартиновых:

1 — продольный срез слоевища Chondrus; 2 — карпогонная ветвь; 3 — начало образования нитей гонимобласта; 4 — зрелый гонимобласт на поперечном срезе. а — несущая клетка, б — карпогон, в — клетка слияния, г — нити гонимобласта, д — карпоспоры.

отличить друг от друга роды, во всем остальном, включая анатомическое строение и внешнюю форму, чрезвычайно сходные, например родоглоссум от иридеи.

Строение женской половой системы и развитие цистокарпов сходно у всех членов семейства. Крупная несущая клетка располагается во внутренней коре (рис. 178, *2*). После оплодотворения она сливается с карпогоном и дает начало гонимобласту (рис. 178, *3*). Зрелые гонимобласты — шаровидные образования, погруженные в слоевище или выступающие над его поверхностью (рис. 178, *4*). Обычно они разбросаны по всему телу водоросли, только у гигартины их образование приурочено к специальным бородавчатым выростам на поверхности. По этому признаку род гигартина хорошо отличается от остальных водорослей семейства. У хондруса гонимобласт не имеет специальной оболочки. У остальных родов образование гонимобласта связано с особой питающей тканью. От нее вырастают длинные узкие нити, которые окружают зрелый гонимобласт, образуя его обертку.

Семейство грацилляриевые (Gracilariaceae)

Семейство грациляриевых включает несколько небольших родов и один весьма крупный — *грацилярия* (Gracilaria), более 100 видов которого широко распространены в умеренных и тропических морях земного шара. Виды грацилярии, как, впрочем, вообще все водоросли порядка, имеют тенденцию уплощаться, поэтому, кроме цилиндрических, есть немало форм с плоским, вплоть до листовидного, слоевищем. Виды грацилярии содержат значительные количества фикоколлоидов и в некоторых странах служат сырьем для агаровой промышленности. Благодаря большому содержанию фикоколлоидов растения грацилярии жесткие, хрящеватые. Взрослое слоевище имеет «клеточную» структуру, каких-либо следов нитчатого строения проследить не удается. Центральная часть состоит из крупных клеток, кнаружи постепенно уменьшающихся в размерах, кора построена из нескольких слоев мелких клеток (рис. 179, *1*). Рост слоевища происходит за счет меристемы, которая сформировалась на основе одноосевого строения. Правда, центральную ось не удается проследить даже у проростков, видна только одна апикальная клетка, отчленяющая вниз сегменты от трех своих поверхностей. Особенности размножения состоят в том, что ауксиллярная клетка до оплодотворения неразличима. Двухклеточная карпогонная ветвь образуется на клетках внешней коры (рис. 179, *3*). После оплодотворения карпогон сливается с несколькими соседними клетками, образуя массивную клетку слияния, из которой вырастают нити гонимобласта, направленные к поверхности слоеви-

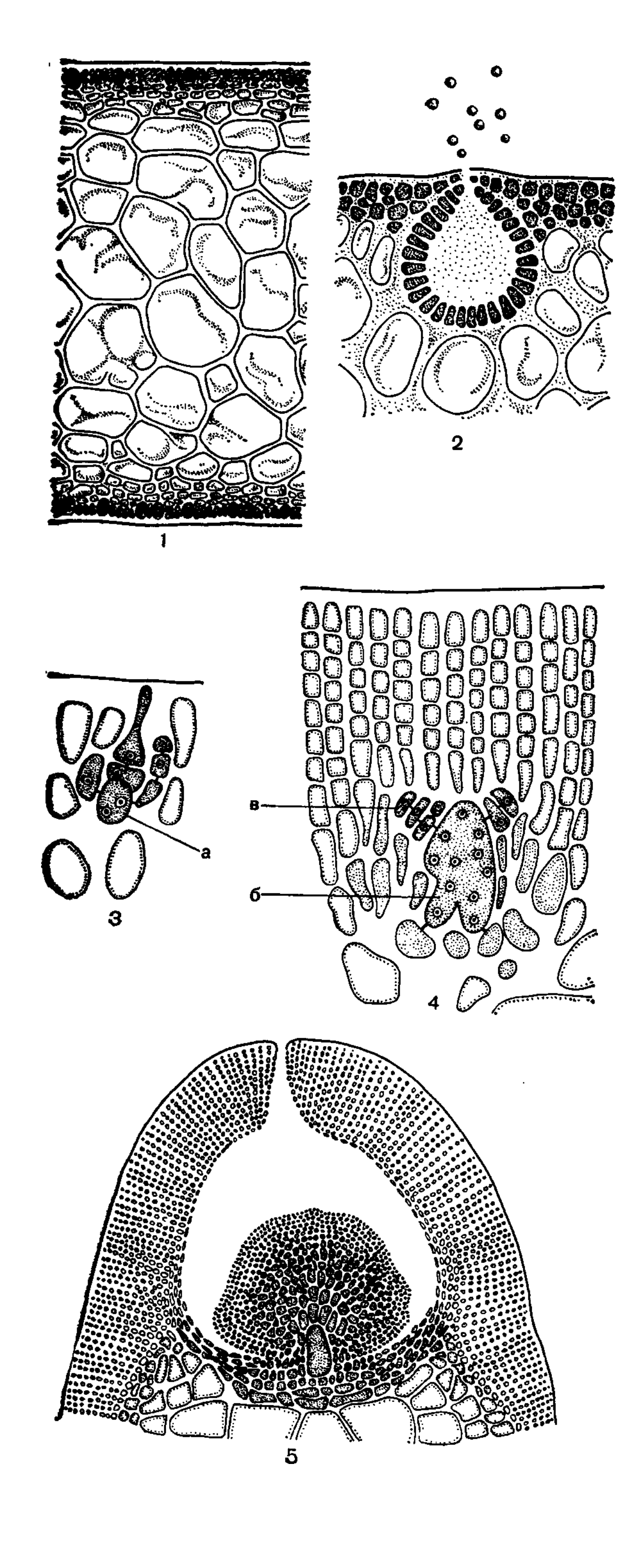


Рис. 179. Строение и размножение Gracilaria:

1 — продольный срез слоевища; *2* — часть среза со сперматангиями; *3* — карпогонная ветвь; *4* — начало развития гонимобласта; *5* — зрелый цистокарп. *а* — несущая клетка, *б* — клетка слияния, *в* — клетки гонимобласта.

ща. После оплодотворения в месте образования прокарпа поверхностные клетки усиленно делятся, образуя толстую мелкоклеточную кору, из которой позднее формируется крыша цистокарпа с отверстием посередине. Цистокарпы, разбросанные по слоевищу, выступают над его поверхностью в виде мелких шариков. Питание развивающегося гонимобласта осуществляется клеткой слияния и отчасти близлежащими клетками слоевища (рис. 179, *4*, *5*).

Сперматангии у грацилярии образуются в специальных углублениях коры, напоминающих концептакулы, с отверстием на вершине (рис. 179, *2*).

Крестообразно разделенные тетраспорангии разбросаны в коровом слое по всему слоевищу.

ПОРЯДОК РОДИМЕНИЕВЫЕ (RHODYMENIALES)

Родимениевые — небольшой, достаточно хорошо отграниченный порядок, занимающий обособленное систематическое положение в классе флоридеевых. Основное отличительное свойство родимениевых состоит в том, что ауксиллярная клетка, которая формируется незадолго до оплодотворения, является производной несущей клетки карпогонной ветви. Все родимениевые имеют прокарп — ауксиллярная и карпогонная ветви представляют собой единое образование. От несущей клетки развиваются карпогонная ветвь, всегда трех-, четырехклеточная, и двухклеточная ауксиллярная ветвь, верхняя клетка которой служит ауксиллярной. До оплодотворения ауксиллярная клетка плохо различима, но после него сильно увеличивается и наполняется густым плазматическим содержимым. Все водоросли порядка построены по многоосевому типу.

Рост осуществляется в результате деятельности апикальных клеток, а также верхушечной или краевой меристем.

Порядок делится на два семейства, различающиеся особенностями анатомического строения. Семейство *шампиевых* (Champiaceae) характеризуется полым слоевищем, при этом полость ограничена длинными узкими клеточными нитями. Тетраспорангии делятся тетраэдрически, некоторые роды имеют полиспоры. В семействе *родимениевых* (Rhodymeniaceae) представители многих родов лишены полости; у тех же, что имеют ее, длинные узкие нити вокруг полости отсутствуют. Тетраспорангии делятся крестообразно.

Несмотря на небольшой объем, порядок отличается чрезвычайно широким ареалом. Родимениевые распространены по всем морям от тропиков до Северного Ледовитого океана, но все-таки наиболее богато они представлены в теплых морях.

Семейство шампиевые (Champiaceae)

Строение водорослей семейства шампиевых удобнее всего разобрать на примере *хилокладии чашевидной* (Chylocladia kaliformis) — вида, растущего у Атлантического побережья Европы и в Средиземном море. Трубчатое, полое, с перетяжками слоевище хилокладии имеет членистый вид. В местах перетяжек возникают мутовки веточек. Полость, заполненная слизью, прерывается только на перетяжках, так как здесь образуется однослойная клеточная диафрагма. В старых частях слоевища коровой слой состоит преимущественно из одного ряда радиально вытянутых клеток. С внутренней стороны к нему примыкают длинные узкие клеточные нити, спускающиеся вдоль слоевища и расположенные на одинаковом расстоянии друг от друга. Начинаются эти нити у вершины, где расположены апикальные клетки. Каждая апикальная клетка отчленяет вниз сегменты, которые делятся вертикальной перегородкой, образуя две клетки: внешняя формирует коровой слой, внутренняя удлиняется и дает начало продольной нити. Клетки продольных нитей в дальнейшем не подвергаются поперечным делениям, а лишь вытягиваются в длину. Со стороны полости, сбоку от них, отчленяются шаровидные клетки с густым протопластом. Это железистые клетки. Они хорошо заметны в полости слоевища на поперечном срезе не только у хилокладии, но и у других шампиевых. В местах ветвления слоевища железистые клетки делятся, образуя в горизонтальной плоскости клеточные ряды, которые, смыкаясь, складываются в однослойную диафрагму (рис. 180, *1*).

Другие представители семейства несколько отличаются по внутреннему строению, хотя внешняя перетянутость слоевища в той или иной мере проявляется у всех из них. У *шампии* (Champia) диафрагма, так же как и кора, может быть многослойной. У видов *ломентарии* (Lomentaria, табл. 21, *1*) диафрагма особого типа. Возникает она за счет того, что вновь образующиеся клетки продольных нитей, вместо того чтобы отклоняться друг от друга в процессе роста, тесно соединяются многочисленными вторичными порами.

Размножение у всех водорослей порядка родимениевых весьма сходно. В семействе шампиевых у *ломентарии мелкобулавовидной* (L. clavellosa) карпогонная ветвь развивается от коровых клеток, которые соединены с продольными нитями первичными порами. От одной и той же несущей клетки отчленяется трехклеточная карпогонная и двухклеточная ауксиллярная ветви. Верхняя клетка последней является собственно ауксиллярной

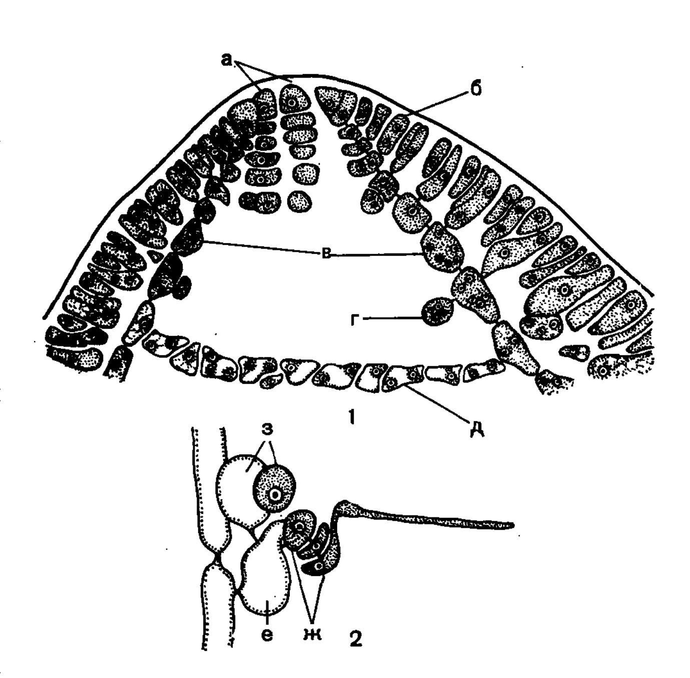


Рис. 180. Строение и размножение шампиевых:

1 — вершина слоевища Chylocladia; *2* — прокарп Lomentaria. *а* — апикальные клетки, *б* — клетки коры, *в* — клетки продольных нитей, *г* — железистые клетки, *д* — диафрагма, *е* — несущая клетка, *ж* — карпогонная ветвь, *з* — ауксиллярная ветвь.

(рис. 180, *2*). Развитие гонимобласта происходит как у родимении. Тетраэдрически разделенные тетраспорангии собраны сорусами в молодых частях растения. Вокруг места их образования коровой слой разрастается, так что группы спорангиев оказываются в небольших углублениях.

Начиная прорастать, споры делятся на четыре клетки. Последующие деления приводят к образованию двухслойного диска. Четыре верхние клетки диска являются первичными апикальными клетками, которые, делясь в горизонтальной плоскости, формируют вертикальный проросток.

Семейство родимениевые (Rhodymeniaceae)

Семейство родимениевых по сравнению с шампиевыми гораздо более многочисленная группа. Ядро семейства составляют тропические и субтропические виды. В морях СССР оно представлено немногими родами, но среди них такие широко распространенные, как родимения и галосакцион.

Род *родимения* (Rhodymenia) включает около 50 видов, в наших морях их всего четыре. Два близких вида — *родимения пальчатая* и *родимения узкоугольная* (табл. 22, *2*) — обычные обитатели литорали умеренных морей. Первый вид растет в наших северных европейских морях, второй — на Дальнем Востоке. Другие

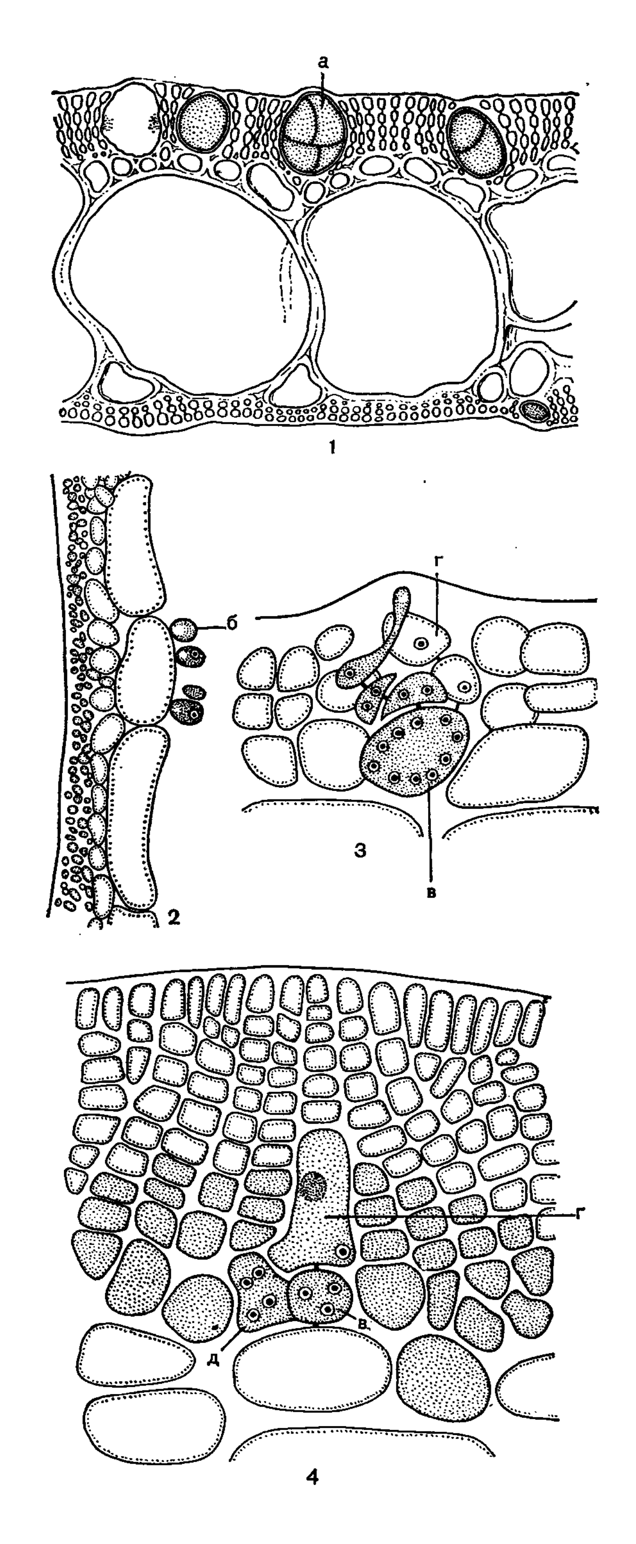


Рис. 181. Строение и размножение родимениевых:

1 — поперечный срез Rhodymenia; *2* — часть среза Chrysymenia; *3* — прокарп Rhodymenia до оплодотворения; *4* — он же после оплодотворения. *а* — тетраспоры, *б* — железистые клетки, *в* — несущая клетка, *г* — ауксиллярная клетка, *д* — карпогонная ветвь после слияния ее клеток.

два вида встречаются в азиатских морях. *Родимения четкообразная* не выходит за пределы Охотского моря, тогда как *родимения продырявленная* (табл. 21, *4*) распространена более широко. Это сублиторальный, глубоководный вид.

Пластинчатое слоевище родимении имеет псевдопаренхимное строение. Центральная часть слоевища сложена из нескольких слоев крупных прозрачных клеток, коровой слой плотный, состоит из одного-двух слоев мелких окрашенных клеток. Между корой и сердцевиной имеется небольшая зона клеток промежуточных размеров (рис. 181, *1*). У многих более просто устроенных родов семейства коровой слой более рыхлый и состоит из отчетливо различимых клеточных нитей.

Род родимения относится к той группе водорослей семейства, у которых полость внутри слоевища отсутствует, хотя в старых частях слоевища клетки центральной части легко расходятся.

Род *галосакцион* (Halosaccion) близок к родимении, но если у родимении расхождение клеточных слоев — явление эпизодическое, то у галосакциона наличие полости — постоянный признак, отсутствует она лишь в самых молодых частях слоевища. Однако принцип образования полого слоевища у галосакциона тот же — в результате расхождения клеток в первоначально плотном слоевище. Виды галосакциона — обычные представители литоральной флоры наших морей и часто растут вместе с родименией.

Кроме родов, построенных по типу родимении, в семействе имеется целая группа водорослей с первоначально полым слоевищем. Их строение во многом напоминает строение шампиевых и отличается от них только отсутствием продольных нитей вокруг полости.

У некоторых представителей слоевище может быть просто мешковидно-трубчатым, как, например, у *хризимении* (табл. 21, *3*), у других оно перешнуровано и имеет членистый вид. У *ботриокладии* полость прослеживается в молодом состоянии и с возрастом заполняется. Полость ограничена слоем крупных клеток, которые переходят в коровой слой, состоящий из нескольких слоев клеток. Вполне возможно, что внутренний крупноклеточный слой формируется в результате того, что клетки продольных нитей, столь характерных для шампиевых, очень сильно увеличиваются и соединяются друг с другом. Это предположение подтверждается тем, что некоторые из внутренних клеток несут железистые клетки (рис. 181, *2*).

У родимении несущей клеткой карпогонной ветви служит одна из клеток внутреннего корового слоя, которую можно отличить от со-

седних по более крупным размерам и богатому содержимому. Карпогонная ветвь трехклеточная. Ауксиллярная клетка формируется до оплодотворения, но только после него становится хорошо различимой, и тогда видно, что это конечная клетка двухклеточной ауксиллярной ветви, сидящей на той же несущей клетке, что и карпогонная ветвь (рис. 181, *3*). Сразу после оплодотворения в прокарпе происходит ряд изменений. Клетки карпогонной ветви сливаются, затем происходит слияние с ауксиллярной клеткой (рис. 181, *4*). Окружающая прокарп ассимиляционная ткань видоизменяется и разрастается, образуя стенки цистокарпа. Большинство клеток гонимобласта при созревании превращаются в карпоспоры, только нижние клетки всегда остаются стерильными. В процессе развития гонимобласта стенки цистокарпа приподнимаются, зрелые цистокарпы имеют полусферическую форму и выступают над поверхностью слоевища. Крестообразные тетраспорангии у родимении разбросаны по слоевищу или собраны в сорусы или нематециевидные образования. Они образуются среди клеток внешней коры и соответствуют одноклеточным боковым веточкам коровых нитей.

Приведенное краткое описание обоих семейств позволяет говорить о большой их близости и рассматривать весь порядок как единую хорошо очерченную группу. Единственное различие между ними заключается в наличии у шампиевых продольных нитей внутри слоевища и в способе деления тетраспорангиев. Судя по тому, что структуру родимениевых можно представить как производную от продольных нитей шампиевых, родимениевые представляют собой более поздний этап эволюции по сравнению с шампиевыми. Однако до конца вопрос о связи обоих семейств, так же как и всего порядка с другими багрянками, остается невыясненным.

ПОРЯДОК ЦЕРАМИЕВЫЕ (CERAMIALES)

По объему церамиевые намного превосходят все другие порядки в классе флоридеевых. Достаточно сказать, что они объединяют более 250 родов и около 1500 видов. Но, несмотря на столь большой объем, порядок — хорошо очерченная группа, которая делится всего на 4 четко ограниченных семейства. Единообразие порядка проявляется прежде всего в структуре и в развитии органов размножения. Всем церамиевым свойствен прокарп. Ауксиллярная клетка отчленяется непосредственно от несущей клетки четырехклеточной карпогонной ветви. Формируется ауксиллярная клетка только после оплодотворения. Цикл развития, как правило, трехфазный со сменой гаметофита, карпоспорофита и тетраспорофита; при этом первая и последняя формы развития имеют одинаковое строение. В то время как репродуктивная система церамиевых построена по единому плану, вегетативная организация их отличается разнообразием. На этом и основана классификация порядка. Все церамиевые построены по одноосевому типу.

Из четырех семейств на самой низкой ступени развития стоит семейство церамиевых. Остальные три, по-видимому, представляют параллельные линии эволюции, и сейчас трудно сказать, какое из них стоит на более высокой ступени организации.

Распространены церамиевые по всему Мировому океану, но особенно богато представлены в тропиках.

Семейство церамиевые (Ceramiaceae)

Обширное семейство церамиевых включает в себя четвертую часть всех родов и видов порядка. В большинстве своем водоросли семейства — мелкие, нежные организмы нитчатой или цилиндрической формы, лишенные коры или покрытые ею. В отличие от других у представителей этого семейства структура никогда не бывает полисифонной. Кроме того, церамиевые имеют голые гонимобласты. Если обертка и формируется, то она состоит из коротких веточек, развивающихся отдельно от гонимобласта. У остальных водорослей порядка обертка плотного паренхимного строения.

Простейшую организацию мы находим у родов круания и антитамнион.

Род *круания* (Crouania), включающий 10 видов, наиболее богато представлен у берегов Австралии, хотя типовой вид рода широко распространен у Атлантического побережья Европы и в Средиземном море. Нежные слизистые растения состоят из однорядной оси, покрытой мутовками коротких, многократно разветвленных изогнутых веточек. Каждая мутовка состоит из 3—4 веточек. Развитие четвертой ветви может подавляться или из нее вырастает ветвь неограниченного роста (возникновение основных ветвей вместо укороченных — примитивная черта). Формирование ветвей в отдельной мутовке не отличается от такового у других церамиевых. Вторая всегда закладывается напротив первой, третья — между ними, четвертая — напротив третьей. У всех церамиевых первые ветви мутовок вдоль оси слоевища располагаются по спирали. Место их возникновения и, следовательно, интервалы, через которые они следуют друг за другом, строго зафиксированы для каждого рода. У круании они закладываются таким образом, что ветви соседних мутовок смещены на оси по отношению

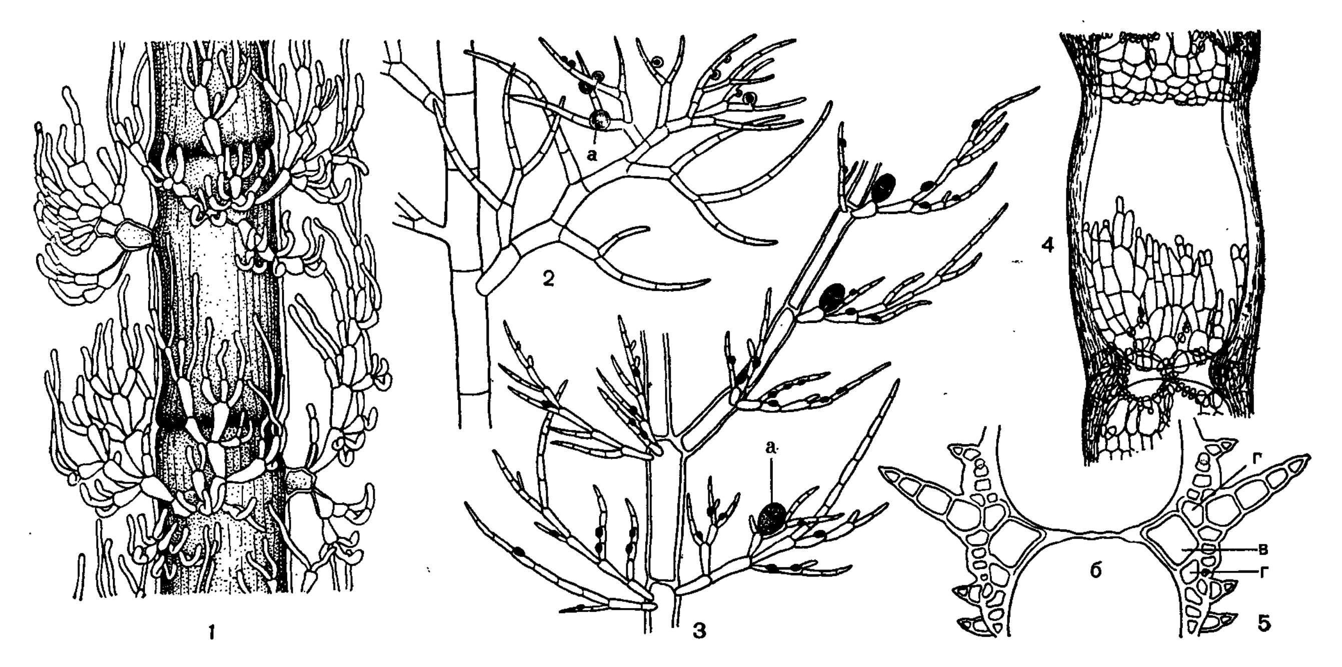


Рис. 182. Строение церамиевых:

1 — часть веточки Crouania; 2 — веточка Callithamnion; 3 — веточка Antithamnion; 4 — часть слоевища Ceramium; 5 — продольный срез через узел Ceramium. а — тетраспоры, б — центральная клетка, в — перицентральная клетка, г — вторичные коровые клетки.

друг к другу на 45° (полный оборот спирали составляет 360°). Боковые веточки резко отличаются от основных ветвей толщиной и ветвлением. Первые ветвятся дихотомически и политомически, вторые — моноподиально (рис. 182, *1*).

По особенностям строения женской половой системы и карпоспорофита круания стоит на низкой ступени развития. В зрелом слоевище одна из перицентральных клеток формируется как несущая и вместо обычной дает начало карпогонной ветви. Последняя полностью замещает вегетативную, никаких стерильных клеток рядом с ней не остается (рис. 183, *1*). Сперматангии образуются на вершине обычных веточек ограниченного роста. Тетраэдрически разделенные тетраспорангии сидят на нижних клетках боковых ветвей и разбросаны по всему слоевищу.

Род *каллитамнион* (Callithamnion) близок к круании, но уже гораздо более специализирован. Известно более 50 видов каллитамниона, распространенных в различных морях. Несколько видов обитает в Черном море, среди них наиболее часто встречается *каллитамнион щитковидный*. У каллитамниона на каждом сегменте образуется по одной ветви, никаких следов мутовчатого ветвления в вегетативных ветвях обнаружить не удается (рис. 182, *2*). Оно проявляется только в фертильных веточках. Объяснить характер ветвления каллитамниона и его происхождение в настоящее время весьма затруднительно. Некоторые виды имеют кору, которая состоит из ризоидных нитей, спускающихся по стенкам основных ветвей слоевища.

Карпогонные ветви образуются попарно из двух перицентральных клеток, возникающих вокруг основной оси. Обе фертильные перицентральные клетки представляют собой остатки ветвей ограниченного роста и вместе с вегетативной ветвью являются единственным проявлением мутовчатого ветвления у каллитамниона.

Род *антитамнион* (Antithamnion) также характеризуется простой организацией. Как и круания, эти водоросли построены однорядными лишенными коры и свободно разветвленными нитями. Ветви ограниченного роста отходят по две супротивно или по три-четыре мутовками. Вдоль основной оси все ветви ограниченного роста располагаются строго друг под другом, а не смещены, как у круании. По внешнему виду они почти не отличаются от основных ветвей. И те и другие ветвятся моноподиально; в боковых ветвях также прослеживаются основная ось и боковые ветви. Характерным признаком многих видов служит наличие железистых клеток на коротких веточках (рис. 182, *3*).

Как у круании, карпогонная ветвь у антитамниона берет начало от перицентральной клетки, но здесь она не полностью замещает вегетативную, а занимает боковое положение на обычной веточке ограниченного роста. Зрелый гонимобласт окружен многочисленными соседними вегетативными веточками (рис. 183, *2*, *3*). Гаметофиты двудомные. Тетраспорофиты встречаются в природе чаще, чем гаметофиты. На боковых веточках они несут крестообразно поделенные тетраспорангии.

Род *церамиум* (Ceramium) относится к той же группе родов, что и антитамнион. Около 60 видов церамиума распространено от тропиков до арктических морей. Наибольшего видового разнообразия род достигает в теплых морях. Церамиум интересен как водоросль, имеющая кору. У некоторых видов кора покрывает сплошь все слоевище; другие же имеют развитый коровой слой лишь на отдельных участках, которые повторяются через определенные интервалы, придавая растению членистый вид (рис. 182, *4*). Покрытые корой окрашенные «узлы» чередуются с голыми прозрачными «междоузлиями». Эту членистость часто можно заметить невооруженным глазом и по ней легко отличить церамиум от других багрянок. Характерной чертой в облике церамиума является также дихотомическое ветвление и вильчаторазделенные вершинки (табл. 25).

Как же построено слоевище церамиума? Центральная ось состоит из одного ряда крупных бесцветных клеток. Делясь косыми перегородками, они отчленяют вбок перицентральные, которые являются первичными коровыми клетками. Они располагаются кольцом из 6—10 довольно крупных клеток вокруг центральной оси. Из первичных клеток коры развиваются вверх и вниз по слоевищу мелкоклеточные нити, которые образуют внешний коровой слой. Клетки центральной оси при этом вытягиваются (рис. 182, *5*). Если коровые нити, развивающиеся от двух соседних осевых клеток, смыкаются, образуется сплошной коровой слой, но чаще между ними остается свободный участок сегмента. Таким образом, коровые нити церамиума соответствуют веточкам ограниченного роста антитамниона, а первичные коровые клетки — нижним клеткам этих веточек. Сходство структур подтверждается и тем, что прокарп у церамиума возникает на одной из первичных коровых клеток. Церамиум — один из высокоорганизованных родов семейства. По-видимому, он происходит от каких-то антитамниевых в результате увеличения числа веточек ограниченного роста в мутовке и более густого их расположения.

Гаметофиты церамиума в природе встречаются гораздо реже, чем тетраспорофиты, по-

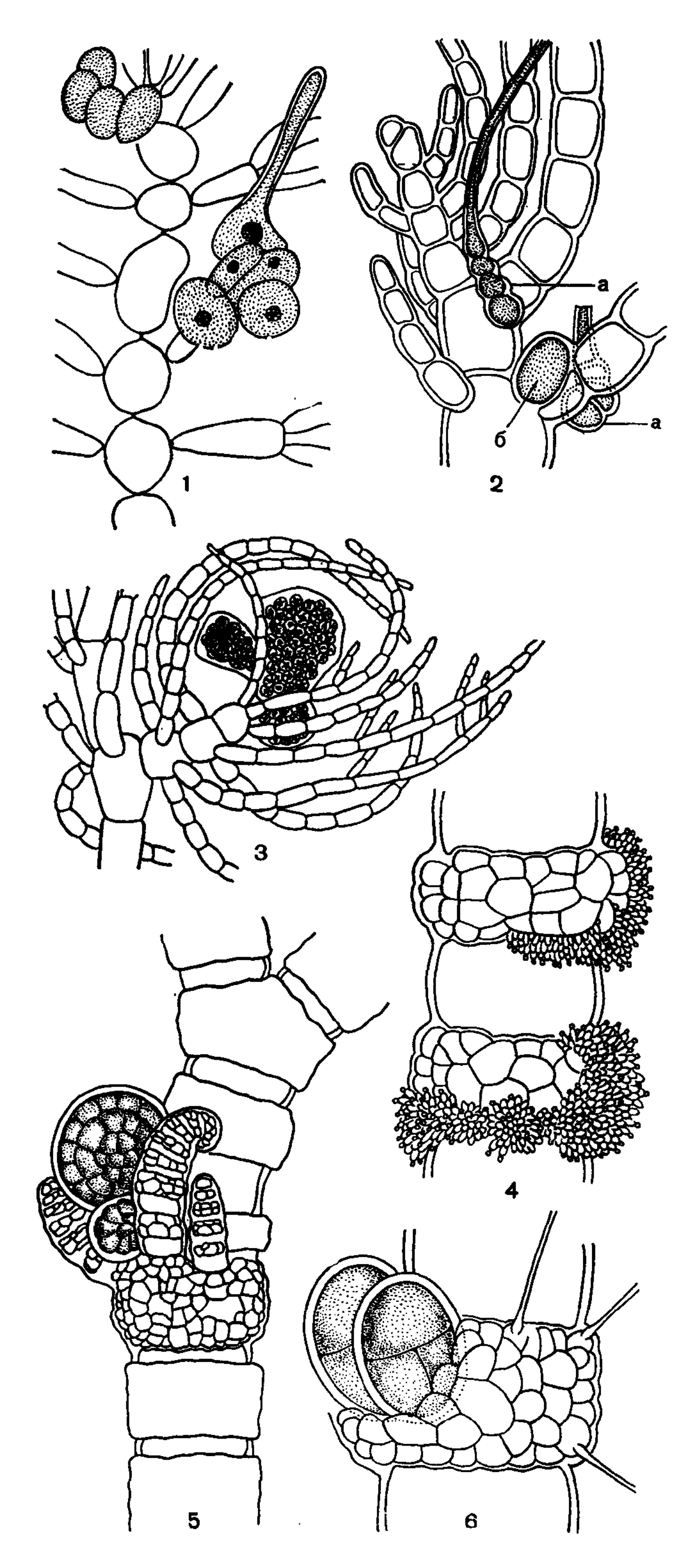


Рис. 183. Размножение церамиевых:

1 — прокарп Crouania; *2* — прокарп Antithamnion; *3* — зрелый цистокарп Antithamnion; *4* — сперматангии Ceramium; *5* — молодой цистокарп Ceramium; *6* — выступающие тетраспорангии Ceramium. *а* — карпогонная ветвь, *б* — ауксиллярная клетка.

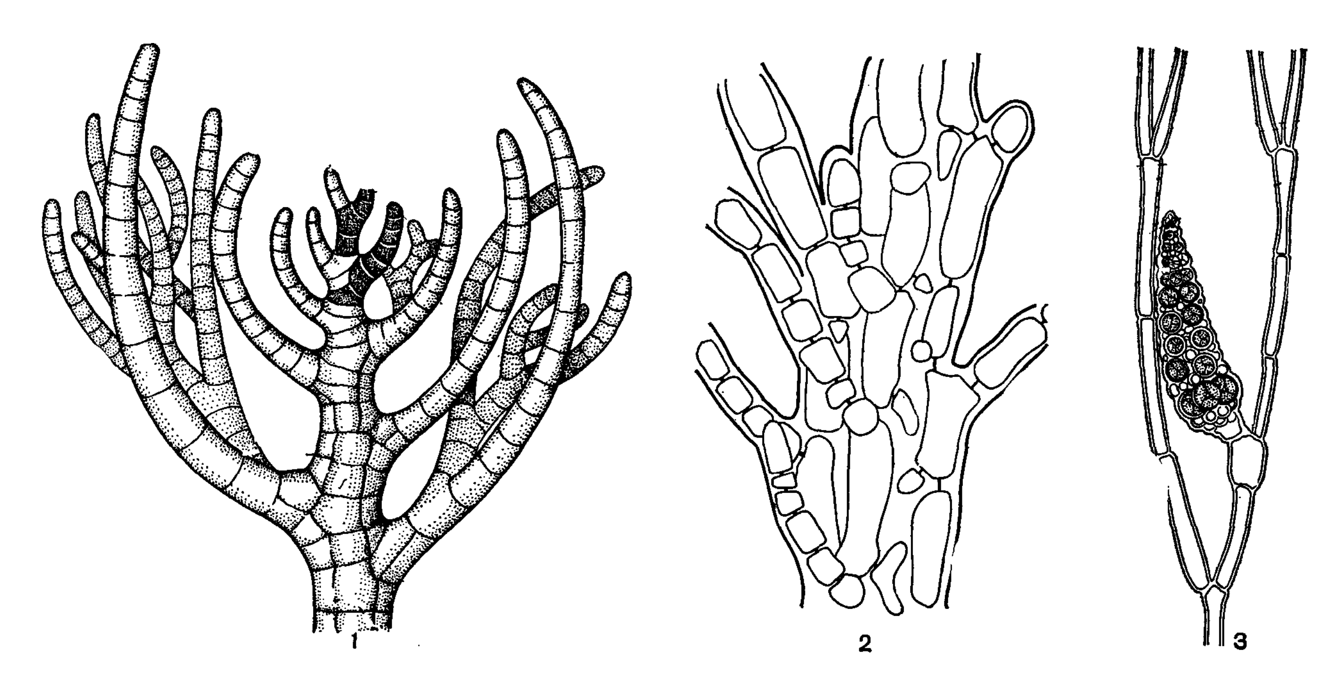


Рис. 184. Строение дазиевых:

1 — вершина веточки Heterosiphonia; *2* — образование коры у Dasya; *3* — стихидий Dasya с тетраспорангиями.

этому признаки половых растений меньше используются в систематике рода, чем признаки спорофитов. Сперматангии развиваются из поверхностных коровых клеток и, когда их много, как муфтой одевают «узлы» (рис. 183, *4*). Возникновение прокарпов приурочено к вершинам длинных ветвей слоевища. Карпогонная ветвь располагается сбоку первичной коровой клетки. От нее же верхушечно отходит группа стерильных клеток — результат редукции обычной веточки ограниченного роста. Зрелые гонимобласты окружены короткими вегетативными веточками, расположенными розеткой и образующими обертку цистокарпа (рис. 183, *5*). Тетраэдрически разделенные спорангии развиваются из коровых клеток и располагаются по-разному: одиночно или кольцеобразно на сочленениях, выступая из коры или обрастая ею (рис. 183, *6*). У видов со сплошной корой тетраспорангии разбросаны по всему слоевищу. Все эти признаки важны для разграничения видов.

Семейство дазиевые (Dasyaceae)

Это небольшая группа, насчитывающая 12 родов, приуроченных к тропической и субтропической зонам. В моря умеренной зоны заходят лишь немногие виды. Среди наиболее обширных и широко распространенных родов следует назвать *дазию* (Dasya) и *гетеросифонию* (Heterosiphonia). Они же представляют интерес для понимания особенностей строения и размножения всего семейства. Главное отличие дазиевых от остальных водорослей порядка заключается в симподиальной организации. Напомним, что симподиальное ветвление характеризуется тем, что в месте отхождения ветви главная ось смещается в сторону, а ее место занимает вновь образовавшаяся ветвь, т. е. постоянной апикальной клетки здесь нет, а ее роль принимают на себя апикальные клетки последовательно возникающих ветвей (рис. 184, *1*). Слоевище дазии имеет радиальную симметрию. Главные ветви покрыты густо разветвленными однорядными веточками ограниченного роста, что придает растениям опушенный вид (табл. 23, *4*). Отходят эти веточки по одной от каждого сегмента и располагаются по спирали.

Апикальная клетка отчленяет от себя осевую клетку, последняя быстро растет, смещая апикальную клетку в сторону, и сама занимает ее место. Вот эти-то отошедшие в сторону апикальные клетки и дают начало однорядным боковым веточкам. По внешнему виду они напоминают трихобласты родомеловых, но по способу возникновения не имеют с ними ничего общего. Сегменты основных ветвей очень скоро становятся многорядными, так как отчленяют пять перицентральных клеток, или сифонов. Их образование оказывается совершенно иным, чем у родомеловых. На клетках центральной оси, в месте возникновения перицентральной клетки, образуется почковидный выступ, кото-

рый позднее отделяется перегородкой. Первоначально перицентральные клетки короче центральных, у родомеловых они того же размера. Порядок, в котором происходит отчленение перицентральных клеток, также отличен от родомеловых. Из нижних частей перицентральных клеток вырастают мелкоклеточные разветвленные ризоидные нити, которые, смыкаясь, формируют многорядную плотную кору (рис. 184, *2*). В образовании коры также принимают участие ризоиды, берущие начало от основания коротких боковых веточек. Между собой клетки коры соединяются вторичными порами. Строение слоевища дазиевых на ранних стадиях прорастания совсем иное, чем у родомеловых. Проростки дазиевых однорядные, нитчатые, свободно разветвленные, тогда как у родомеловых — многорядные и неразветвленные.

Прокарп у дазии закладывается близ вершины основных ветвей или на дополнительных боковых веточках. Фертильным обычно становится третий из последовательно возникающих перицентральных сегментов. Его можно отличить уже в самом начале — он крупнее остальных и более богат протоплазматическим содержимым. Эта клетка служит несущей и дает начало карпогонной ветви и двум стерильным клеткам. До оплодотворения обе стерильные клетки почти не отличаются от вегетативных и не подвергаются делению. После оплодотворения несущая клетка дает начало ауксиллярной, которая сливается с карпогоном и образует нити гонимобласта. В карпоспоры превращаются несколько верхних клеток этих нитей. Зрелый гонимобласт находится в полости, окруженной оберткой паренхимного строения. Так же как у делессериевых, формирование обертки начинается только после оплодотворения и происходит за счет разрастания соседних с фертильной перицентральных клеток. У родомеловых обертка закладывается еще до оплодотворения. Тетраэдрически-разделенные спорангии развиваются в специальных коротких веточках — стихидиях, располагаясь поперечными рядами среди их клеток (рис. 184, *3*).

Семейство делессериевые (Delesseriaceae)

Представители семейства делессериевых — одни из самых красивых водорослей, и не только среди багрянок, но, пожалуй, и среди всех водорослей-макрофитов. Растущие на глубине, они обычно окрашены в яркие красные тона. Нежные полупрозрачные пластины многих делессериевых пронизаны нервами и жилками и этим очень напоминают листья наземных растений. Сходство с листьями особенно велико у водорослей с изрезанным или зубчатым краем пластины. Когда по мере роста пластины разрушаются, остающиеся нервы можно принять за веточки, на которых сидят молодые листочки (табл. 22, *1*, *3*; 23, *2*). Делессериевые красивы как в живом состоянии, только что взятые из моря, так и на бумаге, в расправленном и засушенном виде. Особенно красивы зрелые растения — с развитием тетраспор и цистокарпов пластины становятся бахромчатыми и покрываются темными пятнышками. Семейство включает большое число сублиторальных форм, которые распространены по всему Мировому океану, но наибольшего развития достигают в морях южного полушария.

Слоевище делессериевых построено по одноосевому типу. Ветви ограниченного роста, отходящие от центральной оси, развиваются в одной плоскости, что приводит к образованию пластинчатого слоевища, в отличие от других водорослей порядка. Рост осуществляется апикальной клеткой или краевой меристемой. Для многих характерны интеркалярные клеточные деления.

70 родов делессериевых объединяют в два подсемейства.

Подсемейство делессериевые (Delesserioideae)

Род *делессерия* (Delesseria) — типичный представитель подсемейства. Листовидное однослойное слоевище делессерии пронизано средним нервом и многочисленными боковыми жилками. Новые пластинчатые ветви возникают от среднего нерва, а не от края пластины, как это происходит у некоторых других родов.

Как же построено слоевище делессерии? Если посмотреть на молодую пластину с поверхности (рис. 185,*1*), то в ней можно хорошо различить апикальную клетку, которая отчленяет вниз сегменты центральной оси. От центральных сегментов берут начало четыре перицентральные клетки. Две из них, боковые, расположенные супротивно, развиваются в клеточные разветвленные нити, за счет которых строится пластина. Среди них можно различить ответвления первого, второго и более высоких порядков. Ветви первого порядка всегда достигают края пластины, тогда как ветви последующих порядков могут кончаться внутри слоевища. Как растут боковые нити, какое количество порядков они образуют, какие из них достигают края пластины — все это важные родовые признаки. Клетки центральной оси, раз образовавшись, уже не подвергаются поперечным клеточным делениям, а лишь вытягиваются в длину. Клетки боковых нитей растут так же, как и центральная, но, в отличие от нее, в них встречаются интеркалярные деления. В результате такого роста у делессерии четко просле-

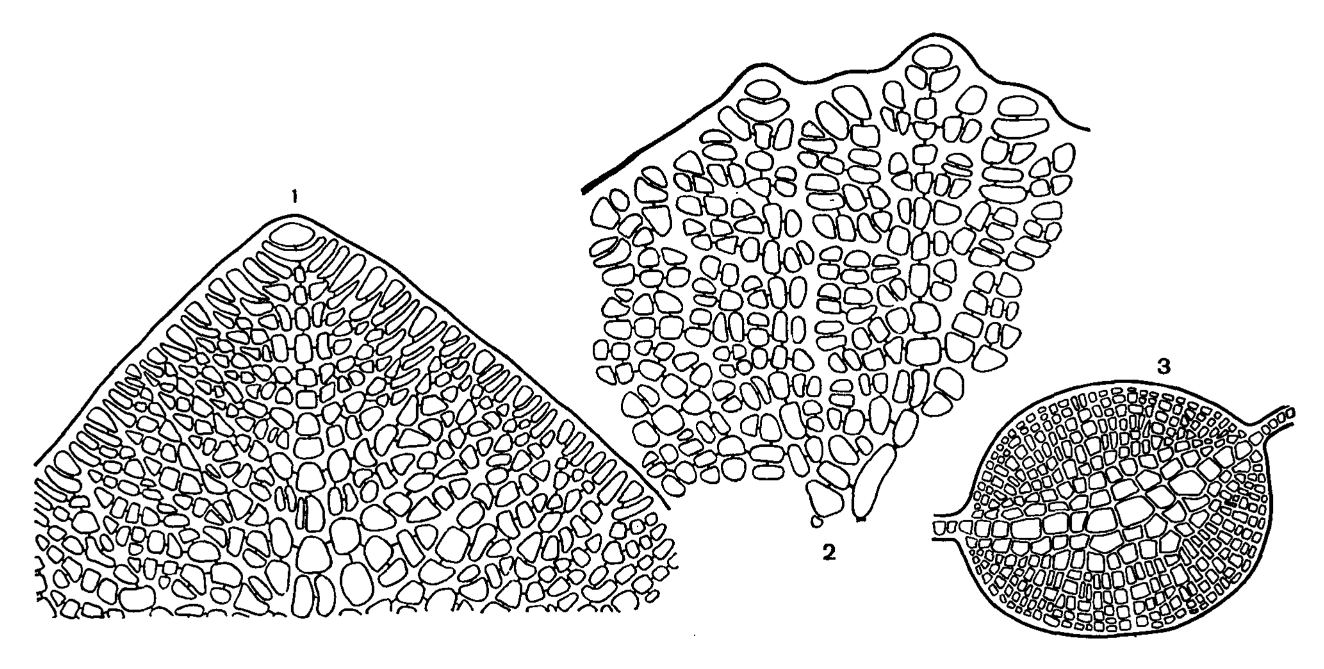


Рис. 185. Строение делессериевых:

1 — вершина слоевища Delesseria; *2* — вершина слоевища Phycodrys; *3* — поперечный срез через ребро Phycodrys.

живается центральная ось, но расположение клеток в боковых нитях оказывается менее упорядоченным. Отсутствие интеркалярных делений в центральной оси — признак, отличающий все роды подсемейства. У многих из них интеркалярные деления отсутствуют и в боковых нитях. Поэтому представителей подсемейства всегда легко отличить по упорядоченному расположению клеток и отчетливой апикальной клетке. Две другие перицентральные клетки не получают такого развития. Они формируют кору над центральной осью. За счет этой разрастающейся коры и многочисленных ризоидных нитей, берущих начало от клеток коры, образуется утолщенный срединный нерв, пронизывающий слоевище делессерии.

На зрелых растениях можно увидеть маленькие листочки — в них вдоль среднего нерва образуются прокарпы. Несущими клетками служат перицентральные клетки главной оси плодоносного листочка. Кроме карпогонной ветви, на несущей клетке образуются две группы стерильных клеток. После оплодотворения от нее же отделяется ауксиллярная клетка. Стерильные клетки делятся и наполняются густым содержимым, однако в определенный период оболочки их набухают и ослизняются, а сами клетки постепенно исчезают. В процессе развития гонимобласта из центральной, несущей и ауксиллярной клеток образуется клетка слияния, которая служит для питания развивающегося гонимобласта.

Стенки цистокарпов формируются в результате разрастания клеток коры. Большинство клеток гонимобласта превращается в карпоспоры. Образование сперматангиев и тетраспор также приурочено к особым мелким листочкам.

Подсемейство нитофилловые (Nitophylloideae)

Род *фикодрис* (Phycodrys) включает виды, внешне очень напоминающие делессерию. Так же как у делессерии, листовидное слоевище фикодриса пронизано средним нервом и боковыми жилками, но новые пластины вырастают по краю старой пластины в результате разрастания ее лопастей или роста боковых жилок. Основные различия между двумя родами и соответственно между двумя подсемействами проявляются в анатомическом строении и размножении. Слоевище фикодриса строится по общему для всех делессериевых принципу, но у него клетки центральной оси легко подвергаются интеркалярным клеточным делениям, в результате чего порядок в расположении клеток нарушается и уже в молодых пластинах проследить центральную ось и боковые нити, в отличие от подсемейства делессериевых, не удается (рис. 185, *2*). За счет разрастания коровых клеток вдоль центральной оси слоевища у фикодриса образуется ребро, жилки приурочены к боковым ветвям первого порядка. Ризоиды здесь отсутствуют и участия в формировании ребра не принимают (рис. 185, *3*).

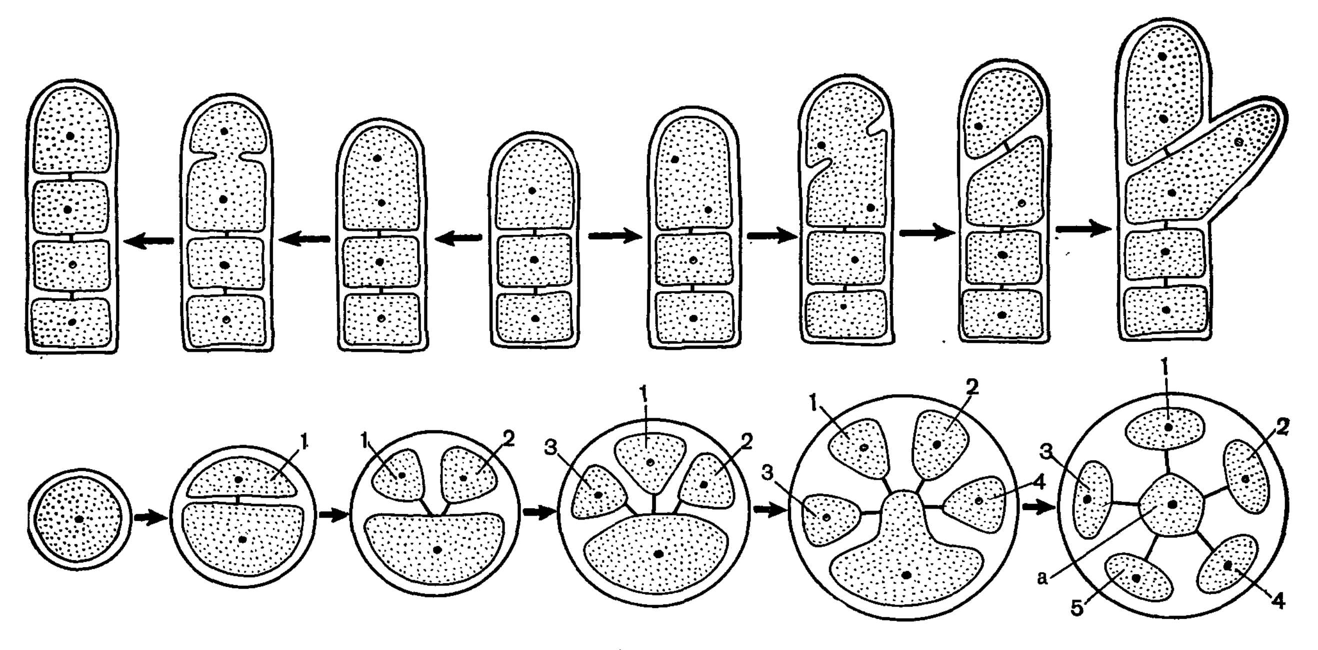


Рис. 186. Схема строения верхушки слоевища Polysiphonia:

вверху — деление апикальной клетки при образовании разветвленных и неразветвленных сегментов; внизу — образование перицентральных клеток (поперечный срез). *а* — центральный сифон, *1—5* — перицентральные клетки.

У некоторых нитофилловых апикальный рост заменяется ростом за счет краевой меристемы. Для таких форм характерно вовсе беспорядочное расположение клеток и отсутствие апикальной клетки, как, например, у *нитофиллума* (Nitophyllum). Прокарпы в обоих подсемействах построены по единому плану, но у фикодриса они разбросаны по всей пластине. Точно так же сперматангии и тетраспорангии, собранные в сорусы, расположены на пластинчатой части, но не на ребрах и жилках.

Семейство родомеловые (Rhodomelaceae)

Это семейство, включающее более 100 родов,— самое крупное во всем отделе красных водорослей. Оно характеризуется огромным разнообразием вегетативных форм и в то же время поразительным однообразием в строении органов размножения. В существующей классификации родомеловые занимают место наиболее высокоорганизованной группы отдела.

Род *полисифония* (Polysiphonia) — прекрасный пример структуры и размножения родомеловых. В тонконитчатом разветвленном слоевище полисифонии клетки располагаются правильными ярусами, или члениками. Каждый членик состоит из центральной клетки и расположенных вокруг нее нескольких перицентральных, одинаковой формы и длины (рис. 187,*1*). Такую структуру называют полисифонной. Число перицентральных клеток постоянно для каждого вида, но в пределах рода может заметно меняться.

Рост у полисифонии апикальный. Если образуется неветвящаяся ветвь, апикальная клетка делится поперечной перегородкой, отчленяя центральные сегменты. Образовавшиеся сегменты подвергаются продольным делениям, которые происходят в строгой последовательности — направо и налево от первой перицентральной клетки. В результате образуется полисифонный членик. Когда образуется разветвленная ветвь, апикальная клетка делится косо и образовавшийся клиновидный сегмент дает вырост, который является началом боковой ветви. Только после этого центральный сегмент делится продольно с образованием перицентральных клеток (рис. 186). Возникающая ветвь может быть ветвью неограниченного роста, и тогда она проходит то же развитие, что и главная ось, или короткой ветвью ограниченного роста, оставаясь при этом частично или полностью однорядной. Короткие однорядные веточки — трихобласты — располагаются на слоевище по спирали в строгой последовательности и через определенные интервалы, при этом в каждом членике образуется только один трихобласт. Обычно трихобласты вскоре после образования опадают, оставляя лишь маленькую базальную клетку (рис. 187, *1*). Длинные ветви неограниченного роста могут возникать в пазухе базальных клеток трихобластов или непосредственно от них. Слоевище

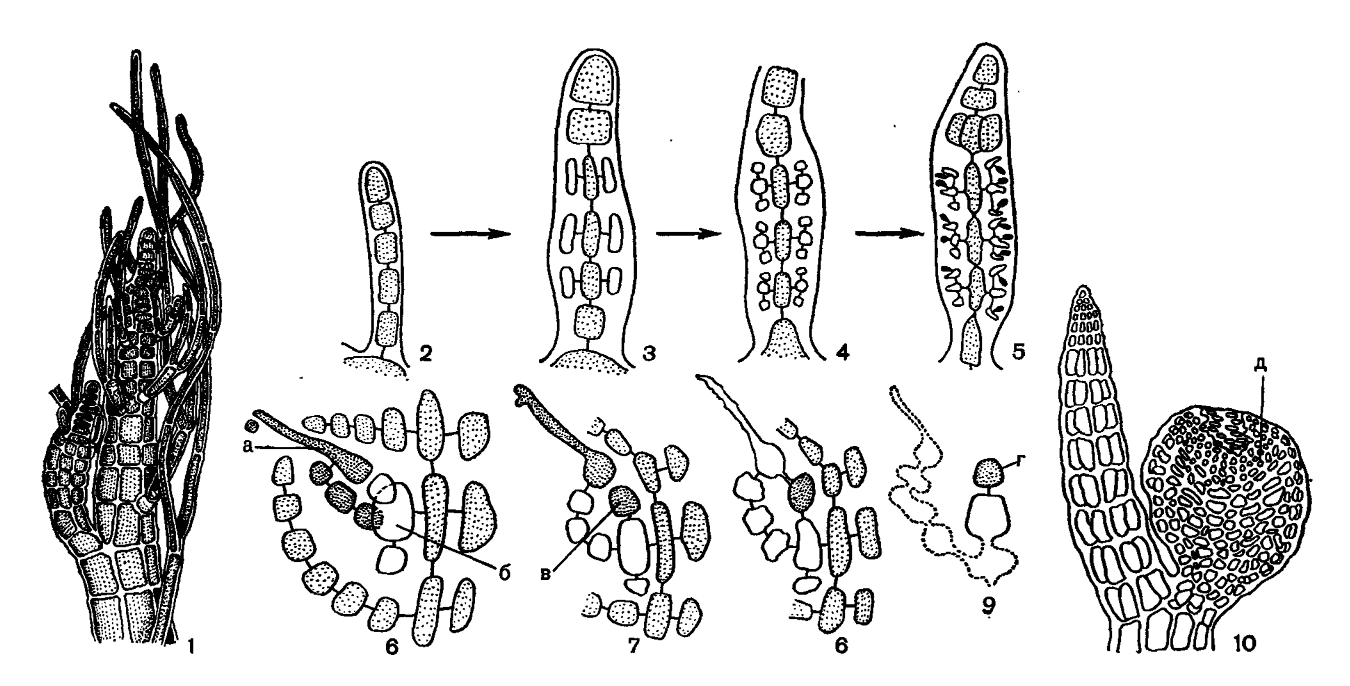


Рис. 187. Строение и размножение Polysiphonia:

1 — вершина веточки; *2—5* — схема развития сперматангиев на трихобласте; *6—10* — схема развития гонимобласта. *а* — карпогон, *б* — несущая клетка, *в* — ауксиллярная клетка, *г* — первая клетка гонимобласта, *д* — цистокарп.

многих видов полисифонии, как и других родов семейства, покрыто корой. Она развивается в результате деления перицентральных клеток или образуется возникающими от них же ризоидами.

Органы полового размножения располагаются на плодоносных трихобластах. Прокарп всегда образуется на втором от основания сегменте трихобласта, который становится полисифонным в связи с образованием перицентральных клеток. Одна из перицентральных клеток, которая образуется последней, делится, давая несущую клетку и первую клетку карпогонной ветви. Несущая клетка отчленяет еще три стерильные клетки. После оплодотворения карпогон увеличивается в размерах, стерильные клетки делятся, образуя клеточные нити. Несущая клетка отделяет ауксиллярную, которая располагается вблизи от карпогона и сливается с ним посредством маленькой соединительной клетки. В процессе развития гонимобласта несущая, ауксиллярная, центральная и стерильные клетки слоевища сливаются в одну крупную клетку. Карпоспоры конечные. Зрелый гонимобласт окружен клеточной оберткой с отверстием на вершине и имеет шаровидную или грушевидную форму (рис. 187, *6 — 10*). В мужских трихобластах только один базальный и несколько верхушечных сегментов остаются однорядными. Остальные сегменты окружаются перицентральными клетками, которые подвергаются поперечным делениям с образованием трех или более материнских клеток сперматангиев. Те, в свою очередь, делятся косыми перегородками и дают по нескольку сперматангиев (рис. 187, *2 — 5*).

Тетраспорангии возникают на обычных полисифонных ветвях. В каждом сегменте образуется по одному тетраспорангию. Перицентральная клетка отчленяет от своей внешней поверхности три стерильные покровные клетки. Оставшаяся часть этой клетки делится на крупный тетраспорангий и маленькую клетку-ножку. Цикл развития полисифонии состоит в правильной смене гаметофитов и тетраспорофита одинакового морфологического строения.

Роды *родомела* (Rhodomela) и *одонталия* (Odonthalia) тоже наиболее обычные родомеловые из флоры наших морей (табл. 23, *1*, *3*). Они относятся к группе родов, у которых перицентральные клетки располагаются в несколько слоев. Кроме того, органы полового размножения образуются у них на специальных коротких полисифонных веточках — стихидиях. Тетраспорангии также возникают в специальных веточках. Стерильные трихобласты (если имеются) пигментированы и не опадают.

Как уже упоминалось, родомеловые берут начало от каких-то примитивных представителей семейства церамиевых и представляют собой самостоятельную, независимую от остальных семейств линию эволюции.

ОТДЕЛ ЖЕЛТО-ЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ (XANTHOPHYTA)

К отделу желто-зеленых относятся водоросли, хлоропласты которых окрашены в светло- или темно-желтый цвет, очень редко зеленый и лишь иногда голубой. Окраска эта определяется наличием в хлоропластах основных пигментов — хлорофилла, каротинов и ксантофиллов. Однако в хлоропластах желто-зеленых водорослей всегда преобладают каротины, что и обусловливает своеобразие их окраски. Кроме того, у них в клетках крахмал отсутствует, а в качестве основного продукта ассимиляции накапливаются капли масла и лишь у некоторых, кроме того, глыбки лейкозина и волютина.

Желто-зеленые водоросли характеризуются большим морфологическим разнообразием. Среди их многочисленных представителей обнаруживаются почти все основные типы структуры тела водорослей: амебоидная, монадная, пальмеллоидная, коккоидная, нитчатая, разнонитчатая, пластинчатая и сифональная.

Распространены желто-зеленые водоросли по всему земному шару. Встречаются они главным образом в чистых пресноводных водоемах, реже в морях и солоноватых водах, обычны они также в почве; могут обитать как в кислых, так и в щелочных водах; предпочитая умеренную температуру, чаще развиваются весной и осенью, хотя имеются виды, встречающиеся на протяжении всех периодов года, в том числе и зимой.

Желто-зеленые водоросли в основном являются представителями планктона, главным образом пассивными планктерами, реже они встречаются в перифитоне и бентосе. Чаще всего их можно найти в скоплениях нитчаток и среди зарослей высших водных растений в прибрежной зоне рек, прудов, озер и водохранилищ, реже на чистоводье.

Среди желто-зеленых водорослей имеются представители с талломом одноклеточным (рис. 188, *1*, *2*, *5*; 190, 191), колониальным (рис. 189), многоклеточным (рис. 192, *1*, *2*) и неклеточного строения (рис. 192, *3*). Кроме того, здесь известны очень своеобразные водоросли с многоядерным талломом в виде голого плазмодия (рис. 188, *3*).

Независимо от внешней структуры, внутреннее строение клетки желто-зеленых водорослей довольно однотипно. В протопласте наблюдается обычно несколько желто-зеленых хлоропластов, имеющих дисковидную, корытовидную, пластинчатую, реже лентовидную, звездчатую или чашевидную форму с цельными или лопастными краями. У подвижных форм на переднем конце хлоропласта обычно расположен красный глазок. У немногих видов имеется обычно двускорлупчатый пиреноид. Ядро в клетке одно, обычно небольших размеров, заметно только после обработки клетки специальными красителями, но имеются виды и с многоядерными клетками.

У небольшого числа видов в морфологически передней части клетки имеется одна или две пульсирующие вакуоли.

Отличительной особенностью желто-зеленых водорослей является наличие у вегетативных клеток монадной структуры и зооспор двух неравных жгутиков. Именно этот признак в свое время послужил основанием для того, чтобы назвать эту группу водорослей разножгутиковыми, или гетероконтами (Heterocontae). Помимо различий в длине, жгутики здесь различаются и морфологически: главный жгут состоит из оси и перисто расположенных на ней мерцательных волосков, боковой жгут бичевидный.

В отличие от внутреннего содержимого клетки ее оболочка у желто-зеленых водорослей обнаруживает значительное многообразие. У простейших представителей клетка окружена только тонким и нежным перипластом, позволяющим ей производить выпячивания в виде псевдо- и ризоподий (рис. 188,*1* — *4*). Но у большинства видов клетка покрыта настоящей плотной оболочкой, обусловливающей постоянную форму тела. Эта оболочка может быть цельной или двустворчатой, с равными или неравными по величине створками. У большинства представителей створки обычно трудноразличимы, они становятся хорошо видными лишь под действием 60%-ного раствора едкого кали или при окрашивании.

Обычно оболочка бесцветная, прозрачная, реже окрашена в бурый или желтоватый цвет. У многих представителей она имеет различные скульптурные украшения, может быть инкрустирована известью, кремнеземом или солями железа.

Размножаются желто-зеленые водоросли простым делением клетки или распадом колоний и многоклеточных талломов на отдельные части. Наблюдается также бесполое размножение при помощи двужгутиковых зооспор или автоспор, реже амебоидов. Половой процесс известен у немногих видов и представлен изо- и оогамией. У некоторых видов в цикле развития известны экзо- и эндогенные цисты с двустворчатой, часто окремневшей оболочкой (рис. 189, *3*).

Значение желто-зеленых водорослей как фототрофных организмов заключается прежде всего в создании первичной продукции в водо-

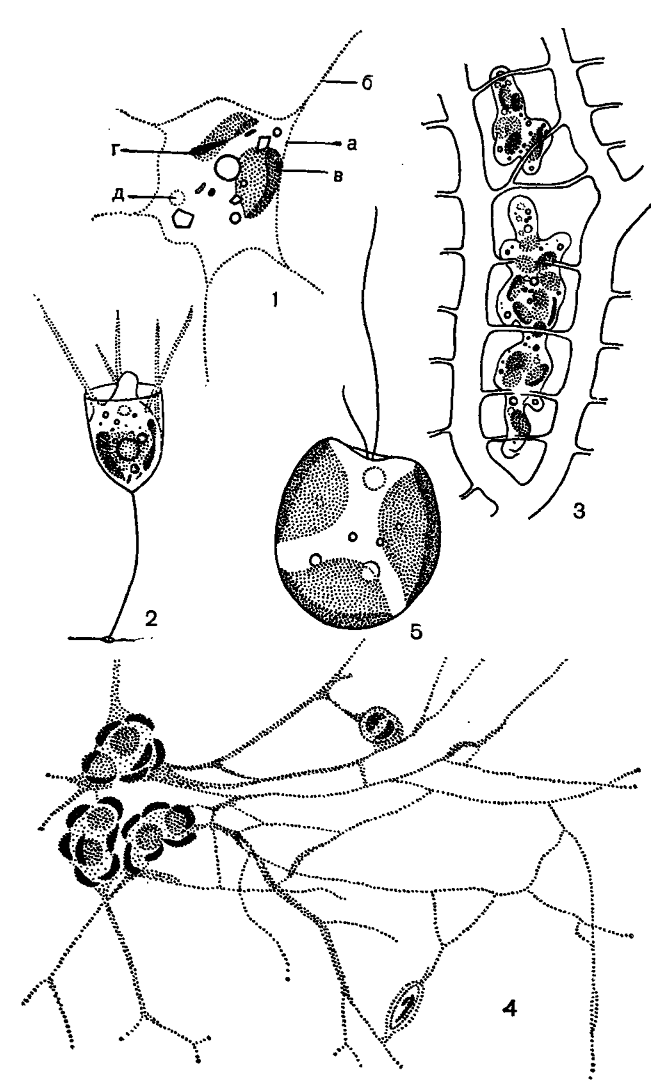


Рис. 188. Ксантоподовые (*1—4*) и ксантомонадовые (*5*):

1 — Rhizochloris stigmatica: *а* — перипласт, *б* — ризоподии, *в* — хлоропласт, *г* — глазок, *д* — пульсирующие вакуоли; *2* — Stipitococcus vas; *3* — Myxochloris sphagnicola, плазмодий в водоносных клетках листьев сфагнума; *4* — Chlorarachnion reptans, в разветвленных ризоподиях видны захваченные комочки пищи; *5* — Chlorocardion pleurochloron.

емах и в участии их в цепи питания гидробионтов. Желто-зеленые водоросли наравне со многими другими образуют сапропель (ил). Обитая в водоемах, богатых органическими остатками, они могут служить показательными формами при определении степени загрязнения воды. В почвах они активно участвуют в процессах накопления органических веществ, способствуя повышению плодородия.

Желто-зеленые водоросли еще недостаточно изученная группа. Происхождение ее достоверно не выяснено. В настоящее время все же преобладает мнение, что они являются самостоятельным отделом, так как показывают четко выраженный параллелизм форм с золотистыми и зелеными водорослями, выделение которых в самостоятельные отделы ни у кого не вызывает сомнений. Несомненно, желто-зеленые водоросли имеют родственные связи с золотистыми и диатомовыми водорослями.

В соответствии с новейшими данными отдел желто-зеленых водорослей (Xanthophyta) можно разделить на шесть классов: ксантоподовые (Xanthopodophyceae), ксантомонадовые (Xanthomonadophyceae), ксантокапсовые (Xanthocapsophyceae), ксантококковые (Xanthococcophyceae), ксантотриховые (Xanthotrichophyceae) и ксантосифоновые (Xanthosiphonophyceae).

КЛАСС КСАНТОПОДОВЫЕ (XANTHOPODOPHYCEAE)

К классу ксантоподовых относятся наиболее просто устроенные желто-зеленые водоросли. Это типичные представители амебоидной (ризоподиальной) структуры. Характерной особенностью организации их тела является наличие у клеток только перипласта, позволяющего клетке изменять свою форму и вырабатывать выпячивания в виде более или менее широких псевдоподий или длинных ризоподий.

Ксантоподовые представлены в большинстве своем одноклеточными формами. Все они микроскопических размеров, некоторые заключены в «домик». Живут свободно или прикрепляются к нитчатым водорослям. Обитают главным образом в пресных водоемах.

Класс ксантоподовых включает один порядок, который подразделяют на два семейства с небольшим числом видов. К наиболее типичным представителям ксантоподовых относится *ризохлорис глазковый* (Rhizochloris stigmatica, рис. 188, *1*) — одноклеточный организм, обитающий в придонных слоях воды небольших олиготрофных (бедных питательными веществами) прудов и глубоких ям.

Клетки его с тонким нежным перипластом, в очертаниях округлые, достигают в диаметре 12 — 14 *мкм*. Они образуют немногочисленные ризоподии, благодаря которым осуществляется движение.

В клетке имеются 2 — 3 дисковидных, окрашенных в светло-желто-зеленый цвет хлоропласта, на верхушке одного из них обычно находится маленький темно-красный глазок. Между хлоропластами в центральной части клетки располагаются капли масла и жира и светопреломляющие блестящие кристаллы (возможно, лейкозин); имеются в клетках и пульсирующие вакуоли.

Ризохлорис относится к одноядерным организмам, но в живой клетке ядро увидеть не удается. Для того чтобы его разглядеть,

необходимо применить специальные красители. Размножается ризохлорис вегетативно, простым делением клетки надвое. Питается он фототрофно и голозойно, путем захвата ризоподиями бактерий, наннопланктонных водорослей и частичек детрита (детрит—продукт распада организмов).

Помимо рода ризохлорис, в пределах класса ксантоподовых известны и другие роды, у представителей которых клетки живут в «домике» (рис. 188, *2*), а также колониальные формы.

Среди ксантоподовых имеются плазмодиальные формы, представленные двумя монотипными родами. Особенно интересен *миксохлорис сфагновый* (Myxochloris sphagnicola, рис. 188, *3*), плазмодии которого встречаются большими скоплениями в водоносных клетках листьев сфагнума.

Плазмодии миксохлориса крупные, содержат большое число дисковидных светло-зеленых хлоропластов, много ядер и пульсирующих вакуолей.

Наличие плазмодиальных форм у желтозеленых водорослей в известной мере подтверждает родственные связи этого отдела с золотистыми водорослями, ибо только в этих двух отделах имеются представители с подобной структурой тела (ср. Myxochrysis paradoxa из отдела Chrysophyta).

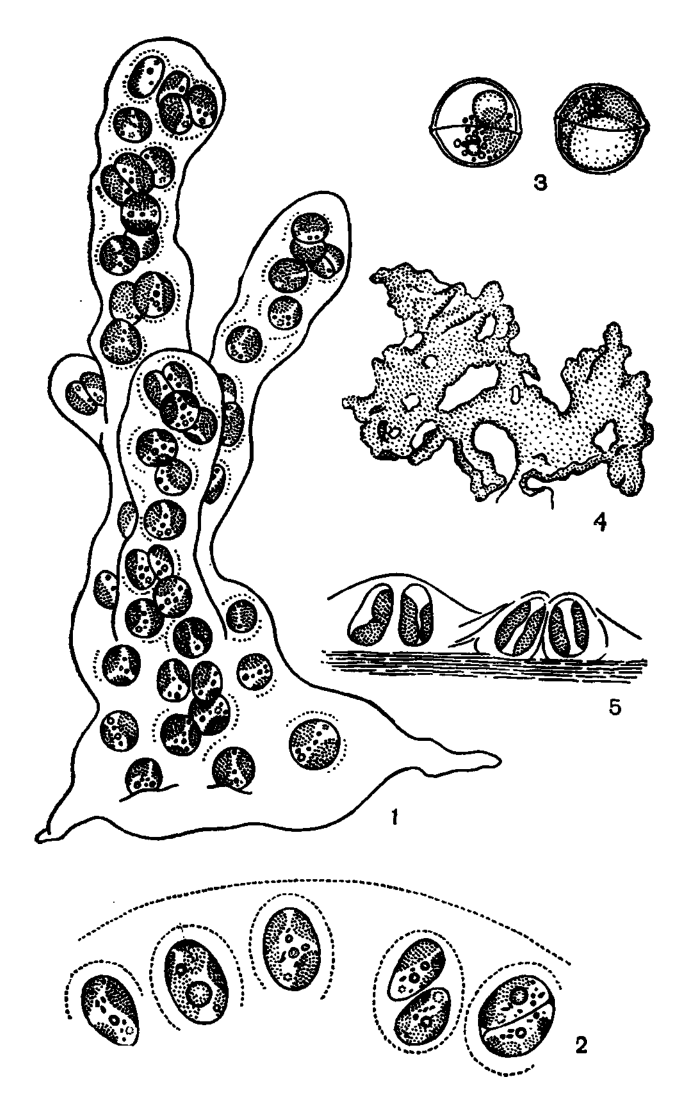


Рис. 189. Ксантокапсовые:

1 — Helminthogloea ramosa; *2,3* — Gloeochloris planctonica (*2* — часть колонии при большом увеличении, *3* — цисты); *4,5* — Chlorosaccus ulvaceus (*4* — общий вид колонии, *5* — часть колонии при большом увеличении).

КЛАСС КСАНТОМОНАДОВЫЕ (XANTHOMONADOPHYCEAE)

К классу ксантомонадовых относятся представители желто-зеленых водорослей с монадной структурой тела. Характерной их особенностью является наличие двух неравных жгутов, позволяющих им передвигаться в толще воды. Это типичные активные планктеры. Как и ксантоподовые, ксантомонадовые включают небольшое число в основном монотипных родов.

Один из типичных представителей класса — *хлорокардион зеленобокий* (Chlorocardion pleurochloron, рис. 188, *5*). Его клетки покрыты уплотненным перипластом, неметаболичные, слегка уплощенные. Из небольшого углубления на переднем конце тела выходят жгутики, причем главный обычно в 1,5 раза длиннее самой клетки.

В клетке хлорокардиона можно видеть от 2 до 4 корытовидных стенкоположных хлоропластов и одну сократительную вакуолю в переднем конце тела. В центре клетки между хлоропластами имеются блестящие комочки лейкозина, капли масла и жира. Здесь же после специальной окраски обнаруживается одно ядро.

Размножается хлорокардион только вегетативным путем, простым делением клетки. Встречается он обычно отдельными особями в прибрежной зоне прудов среди зарослей высших растений.

КЛАСС КСАНТОКАПСОВЫЕ (XANTHOCAPSOPHYCEAE)

Водоросли этого класса характеризуются дальнейшим усложнением таллома, представленного здесь пальмеллоидной структурой. В отличие от первых двух классов, ксантокапсовые включают неподвижные прикрепленные

или пассивно плавающие колониальные, реже одноклеточные формы. Их клетки постоянной формы, не способны к поверхностным выпячиваниям протопласта и лишены жгутиков. Они полностью окружены слизью или вырабатывают односторонние слизистые образования. Клетки, погруженные в общую слизь колоний, расположены в ней беспорядочно или размещаются по периферии в определенном порядке.

Класс ксантокапсовых небольшой, насчитывает всего несколько родов с небольшим числом видов, населяющих как морские, так и пресные и солоноватые воды. Наиболее типичны следующие.

Гельминтоглея ветвистая (Helminthogloea ramosa, рис. 189, *1*), обитающая в засоленных водоемах, отличается слизистым вытянутым разветвленным талломом, прикрепляющимся к субстрату расширенным основанием. Клетки, каждая в слизистой оболочке, распределяются в колониальной слизи беспорядочно.

Глеохлорис планктонный (Gloeochloris planctonica, рис. 189, *2*, *3*) характеризуется шаровидными или эллипсоидными колониями, диаметр которых достигает 100 *мкм*. Этот вид холодолюбив и обычно встречается ранней весной в небольших ямах с холодной, талой водой. Под микроскопом в стекловидной плотной слизи колоний можно увидеть расположенные по периферии эллипсоидные клетки, ориентированные радиально своими длинными осями. Клетки имеют от одного до четырех (редко больше) пластинчатых стенкоположных хлоропластов, одну-две пульсирующие вакуоли и почти черный глазок, а также капли масла и глыбки лейкозина. Размножается зооспорами, известны также цисты с гладкой оболочкой, состоящей из двух частей.

Третий представитель — *хлоросаккус ульвовый* (Chlorosaccus ulvaceus, рис. 189, *4*, *5*) — обитает в ручьях и реках на высших водных растениях и на поверхности ила. Он имеет мешковидные, неправильной формы слизистые колонии диаметром до 100 *мкм*, на поверхности которых заметны выступы в виде невысоких бугорков. Эти выступы образованы выпячиванием слизи за счет близко расположенных к поверхности клеток эллипсоидной формы. Внутри каждой клеточки имеются по два корытовидных стенкоположных хлоропласта, а между ними, в центре клетки видны капли жира и масла. В процессе размножения каждая из клеточек может превратиться в двужгутиковую зооспору, которая выходит из слизи старой колонии, вырабатывает вокруг себя новую слизь и формирует молодую колонию.

Интересным представителем класса ксантокапсовых является также *мишококкус конфервный* (Mischococcus confervicola, табл. 26, *4*). Его нежные, дихотомически- или тетрахотомически-ветвящиеся, почти совсем прозрачные, сравнительно крупные колонии довольно часто встречаются в различных водоемах нашей страны. Особенно часто их можно наблюдать на нитчатых водорослях в пробах перифитона из сфагновых болот, обычно на нитях трибонемы или эдогония. Обследовав их под микроскопом, мы обязательно обнаружим колонии мишококкуса. Вначале заметны лишь шаровидные светло-желто-зеленые клеточки, как бы свободно парящие над нитями водорослей, но затем, внимательно присмотревшись, мы увидим целую систему слизистых тяжей, на верхушках которых «восседают» клеточки. Применив специальные красители — метиленовую синьку, разбавленные чернила или тушь, мы сможем легко разобраться в скоплении слизистых тяжей.

Образование кустистых колоний у мишококкуса связано с тем, что каждая клеточка выделяет слизь только в одну сторону, а сама при этом остается на верхушке слизистого тяжа. Разделившись пополам, каждая новая клеточка, в свою очередь, начинает выделять свой собственный слизистый тяж, и таким образом формируются две веточки от старого материнского тяжа. Подсчитав «этажи» всей колонии, можно установить число поколений и последовательность образования отдельных клеточек колонии.

КЛАСС КСАНТОКОККОВЫЕ (XANTHOCOCCOPHYCEAE)

К классу ксантококковых относятся желто-зеленые водоросли с коккоидной структурой тела. Их клетки имеют настоящую плотную оболочку, состоящую из двух частей, или сплошную, нередко скульптурированную или инкрустированную. Это одноклеточные, реже колониальные формы, причем последние имеют вид скоплений клеток, не погруженных в слизь и слабо связанных между собой. При вегетативном размножении такие колонии не образуют нитей и пластинок. Среди ксантококковых имеются как свободноплавающие, так и прикрепленные формы.

Класс ксантококковых наиболее богат представителями и занимает центральное место в отделе желто-зеленых водорослей. В нем насчитывают более 50 родов, в большинстве своем достаточно хорошо изученных. Рассмотрим наиболее типичных и часто встречающихся представителей этого класса.

Ботридиопсис эрийский (Botrydiopsis eriensis, рис. 190, *1—3*) — вид, широко распространен-

ный по всему земному шару, живущий в самых различных местообитаниях, но главным образом в почве, на дне прибрежной зоны водоемов различного типа, среди зарослей, в биологической пленке биофильтров очистных канализационных станций. Встречается он обычно одиночными клетками и в небольшом количестве, но иногда может давать и массовое развитие, придавая в этом случае воде или покрываемой им поверхности субстрата нежную желто-зеленую окраску. Размножается ботридиопсис преимущественно автоспорами, реже зооспорами. Щепотки любой почвы, собранной во время экскурсии в лес, на луг, на реку, достаточно для того, чтобы методом культур (см. очерк «Почвенные водоросли») обнаружить этот вид.

При первом же просмотре культуры под микроскопом мы заметим клетки ботридиопсиса — от крохотных, диаметром около 6 *мкм*, с двумя хлоропластами, только что вышедших из оболочки материнской клетки, до крупных, диаметром свыше 18 *мкм*, с явно двухконтурной, иногда желтоватой оболочкой и со множеством хлоропластов. Иногда клетки уже наполнены автоспорами и покрыты разбухшей и ослизненной оболочкой.

В планктоне прудов, рек, водохранилищ и других пресноводных водоемов часто можно встретить ксантококковых с разнообразной формой клетки и различными выростами и украшениями оболочки. Таковы, например, *тетраэдриелла гигантская* (Tetraëdriella gigas, рис. 190, *4*), *псевдостаураструм копьевидный* (Pseudostaurastrum hastatum, рис. 190, *5*), *гониохлорис тупоконечный* (Goniochloris mutica, рис. 190, *6*) и некоторые другие. Их нередко путают с одноклеточными зелеными водорослями, но при внимательном просмотре они довольно четко различаются.

Типичным представителем почвенных форм ксантококковых является *бумиллериопсис почвенный* (Bumilleriopsis terricola, рис. 190, *7*, *8*), встречающийся довольно часто и повсеместно. Молодые клетки бумиллериопсиса яйцевидные, взрослые продолговато-эллиптические, с тупо закругленными концами. У всех клеток одна боковая сторона всегда более выпуклая, другая менее выпуклая или почти плоская. Оболочка клеток бесцветная и состоит из двух неравных половинок, меньшая из которых явно утолщена и покрывает суженную часть клетки, а при образовании автоспор отделяется в виде колпачка.

В клетках наблюдаются немногочисленные пристенные хлоропласты желто-зеленого цвета, обычно корытовидной или спирально-лентовидной формы. Автоспоры и молодые клетки одноядерные, взрослые — многоядерные; ядра

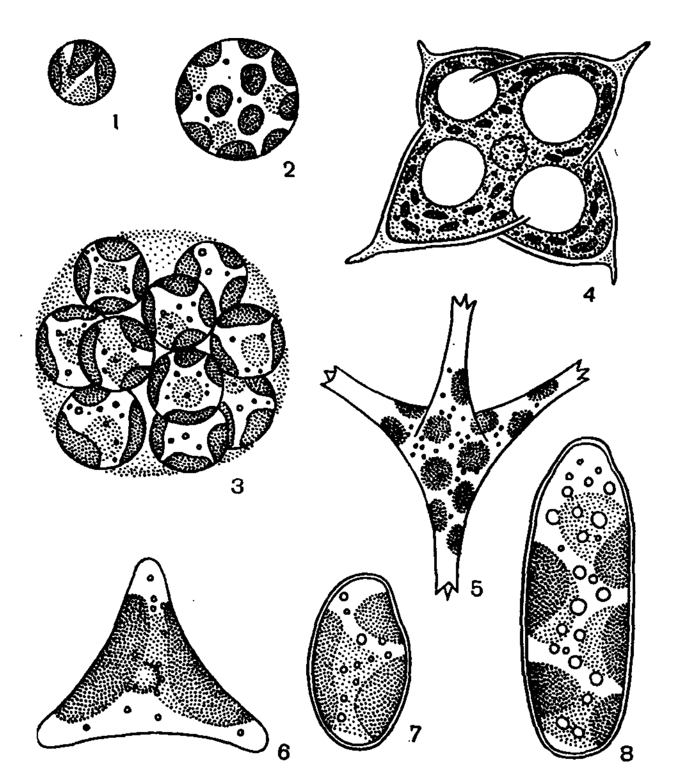


Рис. 190. Ксантококковые:

1—3 — Botrydiopsis eriensis, клетки различного возраста: образование автоспор; *4* — Tetraëdriella gigas; *5* — Pseudostaurastrum hastatum; *6* — Goniochloris mutica; *7,8* — Bumilleriopsis terricola, клетки различного возраста.

небольших размеров, видны только после окраски.

В различных водоемах на нитчатых водорослях, подводных частях высших водных растений, частицах детрита, а также среди обрастаний на погруженных в воду предметах можно обнаружить изящные, самой разнообразной формы клетки на более или менее длинных ножках. Это — виды рода *харациопсис* (Characiopsis, рис. 191, *1*, *2*). Их насчитывают более 50, и все они ведут прикрепленный (эпифитный) образ жизни. Прикрепление клеток к субстрату осуществляется у них с помощью ножки, размеры и строение которой у разных видов разные. Обычно клетки харациопсиса одиночные и разбросаны по поверхности субстрата, но иногда можно обнаружить и их скопления.

Внутреннее строение самих клеток здесь очень простое: обычно два хлоропласта да капелька масла, тогда как ядра без специальной окраски не видно.

Весьма похожи на харациопсис, но хорошо отличаются от него двустворчатой оболочкой представители рода *хлоротециум* (Chlorothecium, табл. 26, *5*). Строение оболочки становится у них особенно отчетливо различимо, когда из клетки выходят зооспоры.

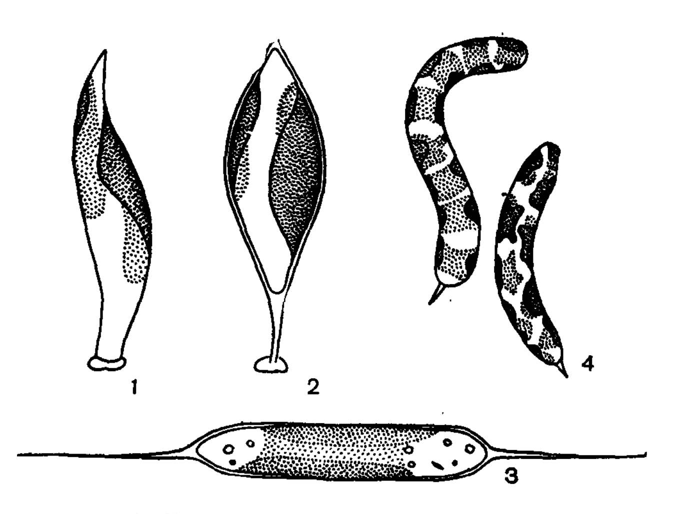


Рис. 191. Ксантококковые:

1 — Characiopsis subulata; *2* — Ch. acuta; *3* — Centritractus belonophorus; *4* — Ophiocytium cochleare.

Из других эпифитных форм выделяются своим изящным обликом представители рода *перониелла* (например, Peroniella curvipes, табл. 26, *6*), характеризующиеся клетками, сидящими на длинных тонких ножках.

В планктоне самых различных водоемов очень широко распространен типичный представитель ксантококковых — *центритрактус копьеносный* (Centritractus belonophorus, рис. 191, *3*), у которого оба конца клетки несут длинные выросты оболочки, действительно напоминающие копья.

Виды интересного рода *офиоцитиум* (Ophiocytium, рис. 191, *4*) чаще всего встречаются в сфагновых болотах. Здесь их клетки могут попадаться с ранней весны до поздней осени, причем, как правило, встречаются одиночными экземплярами. Лишь иногда среди детрита можно наблюдать их в виде рыхлых скоплений, напоминающих перепутавшиеся короткие завитки толстого гладкого шнура. Зимой нередко можно видеть пустые оболочки клеток офиоцитиумов.

При рассматривании под микроскопом протопласта живой клетки офиоцитиума (например, Ophiocytium cochleare, рис. 191, *4*) бросается в глаза его необычайная прозрачность. Клетки, имеющие вид более или менее длинных трубочек, снаружи покрыты двухконтурной, гладкой, бесцветной, реже буроватой, совершенно прозрачной оболочкой. Последняя может иметь лишь полярные утолщения в виде одного-двух более или менее длинных шипиков. Плотно прижимаясь к оболочке, в постенном слое цитоплазмы лежит несколько дисковидных желто-зеленых хлоропластов. Ядра в живой клетке без специальной окраски не видно. Совершенно прозрачная стекловидная цитоплазма придает клетке офиоцитиума своеобразный характер «упорядоченности», несвойственной обычно другим водорослям.

КЛАСС КСАНТОТРИХОВЫЕ (XANTHOTRICHOPHYCEAE)

К этому классу относятся исключительно многоклеточные формы желто-зеленых водорослей, характеризующиеся нитчатой, разнонитчатой и пластинчатой структурами тела. Обычно они ведут прикрепленный образ жизни. Таллом здесь имеет вид простых или разветвленных, однорядных или многорядных нитей и кустиков или однослойных и многослойных паренхиматозных пластинок, клетки которых не погружены в общую слизь.

Разрастание таллома ксантотриховых идет за счет деления клеток в одной, двух или трех плоскостях. Бесполое размножение осуществляется главным образом при помощи зооспор и автоспор, реже наблюдается образование акинет и цист.

Класс ксантотриховых объединяет в своем составе наиболее высоко организованных представителей желто-зеленых водорослей. По внешнему виду они сходны с улотриксовыми из отдела зеленых и хризотриховыми из отдела золотистых водорослей.

Из нитчатых неразветвленных форм наиболее типичным и распространенным видом является *трибонема зеленая* (Tribonema viride, рис. 192, *1*). Нити ее, собранные в ватообразные дерновинки, образуют в прибрежной полосе различных водоемов желто-зеленые скопления, мягкие, но не ослизненные на ощупь.

Молодые нити трибонемы долго остаются прикрепленными к субстрату и лишь позже, отрываясь, образуют скопления, плавающие на поверхности воды или опускающиеся на дно водоема.

Под микроскопом нити трибонемы легко отличить от других нитчатых водорослей по характерному очертанию их концов. Это связано с тем, что оболочка клеток у трибонемы крепкая, двустворчатая, разрыв нитей происходит по середине клеток и, когда их содержимое выходит наружу в виде зооспор, оставшаяся оболочка приобретает вид двух рожек на каждой краевой клетке. Хлоропластов в каждой клетке трибонемы обычно несколько, они дисковидные, равномерно расположенные по периферии всей клетки. При наступлении неблагоприятных условий в нитях трибонемы образуются апланоспоры с толстой двуствор-

чатой оболочкой, заполненные каплями масла и жира.

Из желто-зеленых водорослей, способных образовывать паренхиматозные пластинки, заслуживает упоминания *гетеропедия* (Heteropedia polychloris, рис. 192, *2*). Ползучие ветвящиеся нити гетеропедии после деления остаются соединенными друг с другом и образуют плотное паренхиматозное слоевище. Вегетативные клетки в таком слоевище двух типов: внутренние, неправильно многоугольные в очертаниях, и краевые, несколько более крупные и округлые. В каждой клетке гетеропедии имеется несколько дисковидных хлоропластов (это отражено в видовом названии). Размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами, которые образуются главным образом из срединных клеток. Кроме того, могут образовываться и автоспоры. Встречается гетеропедия преимущественно на влажной почве.

КЛАСС КСАНТОСИФОНОВЫЕ (XANTHOSIPHONOPHYCEAE)

К этому классу относятся желто-зеленые водоросли с сифональной структурой, т. е. неклеточным строением таллома. Ксантосифоновые внешне могут иметь сложную форму, но по строению протопласта все они представляют собой одну гигантскую многоядерную клетку, чаще всего макроскопических размеров, видимую невооруженным глазом. Как правило, таллом ксантосифоновых наземный, прикрепленный, дифференцированный на окрашенную надземную и бесцветную подземную часть.

Одним из типичнейших и часто встречающихся представителей этого класса является *ботридиум зернистый* (Botrydium granulatum, табл. 26, *1—3*). Обычно он образует целые заросли на глинисто-илистых отложениях у берегов различных водоемов, на дне подсыхающих прудов, на влажных богатых питательными веществами почвах.

Характерная особенность ботридиума — требовательность к повышенному содержанию извести в почве.

Массовое развитие ботридиума можно, например, наблюдать в карповых рыбоводных хозяйствах Украины, когда зимовальные пруды переводят на «летование»: в это время карповых производителей помещают в нерестилища, воду из прудов спускают и обнажается слой жирного ила. Буквально через несколько дней подсохшая прибрежная часть, а вскоре и вся поверхность ила покрывается мелкими желто-зелеными шариками, как будто кто-то рассыпал по дну пруда пшено с зеленоватым оттенком. Шарики — это надземная часть талломов ботридиума с типично сифональной структурой тела, без внутренних перегородок. При попытке снять эти шарики с субстрата оказывается, что это не так легко сделать. Дихотомически-разветвленная, мощная система бесцветных ризоидов прочно удерживает головчатую окрашенную часть таллома. Чтобы рассмотреть ботридиум, нужно осторожно взять целый участок заселенного шариками ила, поместить его в кристаллизатор с чистой водой и только после тщательной промывки в совершенно чистой воде можно наконец увидеть его отмытые талломы. Для дальнейших исследований часть из них можно зафиксировать, перенеся в склянку с водой, разбавленной формалином.

Живые талломы ботридиума надо осторожно перенести в чашки Петри или на часовое стекло и при малом увеличении микроскопа или в сильную лупу сначала рассмотреть общее строение надземной и подземной частей. Детали каждой из них можно разглядеть при большом увеличении, приготовив обычный препарат с использованием покровного стекла.

В постенном слое цитоплазмы надземной части лежат хлоропласты, пластинчатые или дисковидные. Ниже, под хлоропластами, рас-

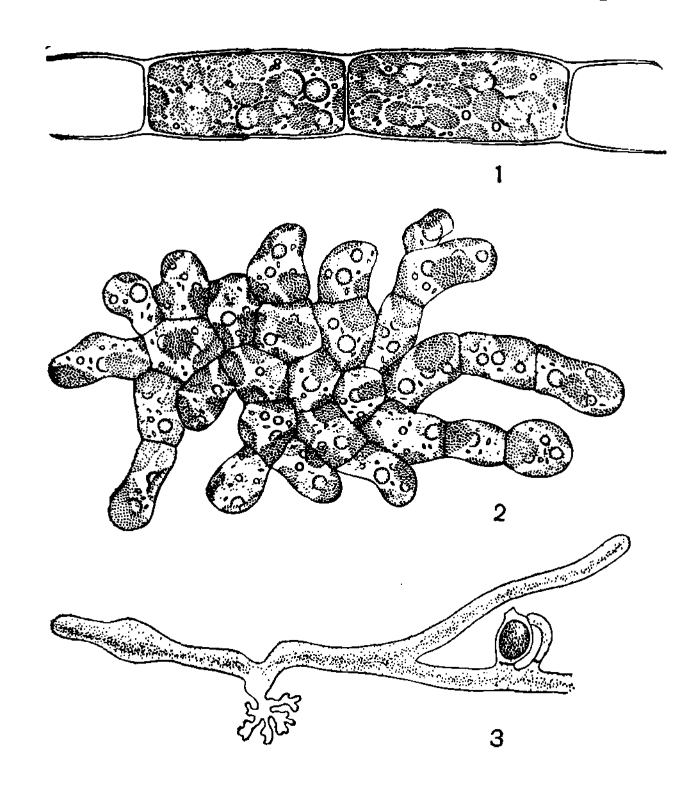


Рис. 192. Ксантотриховые и ксантосифоновые:

1 — Tribonema viride, часть нити; *2* — Heteropedia polychloris; *3* — Vaucheria sessilis, часть нити, справа внизу — оогоний и антеридий.

положены ядра, еще глубже можно наблюдать множество капель масла и другие включения.

В ризоидальной части вышеуказанные органеллы и включения отсутствуют, она заполнена лишь цитоплазмой, клеточным соком, а у молодых особей иногда имеются и ядра. Обычно различают главный ризоид и боковые дихотомически-разветвленные веточки.

Оболочка взрослой особи ботридиума слоиста и состоит из пектина с примесью целлюлозы. У молодых клеток оболочка тонкая, нежная, позже она грубеет и у надземной части покрывается известковыми гранулами (это послужило поводом для видового названия).

Размножается ботридиум главным образом зооспорами, образующимися путем распада протопласта надземной части таллома на одноядерные участки. Полностью сформировавшиеся зооспоры выходят наружу через разрыв оболочки на верхушке. Иногда вместо зооспор могут образовываться автоспоры и апланоспоры.

При наступлении неблагоприятных условий (высыхание, понижение температуры) у ботридиума образуются особые цисты — ризоцисты. При этом все содержимое надземной окрашенной части разбивается на отдельные участки и переходит в ризоиды (табл. 26, *3*). Надземная часть после этого отделяется благодаря утолщению оболочки главного ризоида и отмирает. При наступлении благоприятных условий ризоцисты либо прорастают непосредственно в новые талломы, либо образуют зооспоры, которые затем также дают новые талломы.

К классу ксантосифоновых в настоящее время относят и представителей рода *вошерия* (Vaucheria, рис. 192, *3*), которых ранее включали в отдел зеленых водорослей. Основанием для этого служит общность пигментов и продуктов ассимиляции. По внешнему виду таллом вошерии представляет собой неправильно и редко ветвящиеся нити нежного светло-зеленого цвета, с бесцветными ветвящимися ризоидами. Внутри, так же как и у ботридиума, перегородок нет — это одна гигантская многоядерная клетка.

Нити вошерии можно встретить и на дне водоемов с быстротекущей водой, и в стоячих водоемах у самого берега, и в виде свободноплавающих скоплений нитей на поверхности воды, а также на сильно увлажненной почве, где она образует зеленые бархатистые дерновинки. При сборе материала необходимо лопаточкой или широким ножом осторожно снять верхний слой почвы с зеленым налетом. Если этот налет вместе с почвой поместить во влажную камеру, то вошерия будет жить долго, представляя интересный объект для наблюдения.

Нити вошерии исключительно нежные, поэтому для получения препарата с неповрежденным талломом необходимо зеленый налет брать пинцетом очень осторожно, расправляя нити препаровальной иглой в капле воды на предметном стекле. Если препарат приготовлен удачно, под микроскопом видна длинная нить, внутри которой можно легко различить мелкие многочисленные желто-зеленые дисковидные хлоропласты и желтовато-оранжевые капли масла. Вошерия — многоядерный организм, но ядра у нее мелкие. Они расположены в постенном слое цитоплазмы под хлоропластами и видны лишь после окрашивания специальными красителями. Всю центральную часть таллома вошерии занимает большая вакуоля с клеточным соком.

Нередко на конце одного или нескольких разветвлений нити можно заметить более густое и темное содержимое, отделенное перегородкой. Это зооспорангий, в котором формируется одна зооспора. У вошерии она, в отличие от зооспор многих других водорослей, крупная и несет многочисленные пары жгутиков. В цитоплазме под каждой такой парой жгутиков располагается ядро, а в более глубоких слоях лежат хлоропласты.

Меняя условия культивирования (освещенность и влажность), в условиях лаборатории можно вызвать у вошерии образование зооспор и даже увидеть (обычно ночью) их выход из зооспорангия.

Имеется у вошерии и половой процесс в виде типичной оогамии. При формировании оогониев и антеридиев, как и при образовании зооспорангиев, возникают перегородки, отделяющие половые органы от остальной части таллома. По строению и расположению на талломе половые органы вошерии разнообразны и служат основными систематическими признаками. Поэтому стерильные нити вошерии почти невозможно определить до вида.

Желто-зеленые водоросли — самостоятельная в систематическом отношении группа, возникшая от каких-то первичных амебоидных форм. По набору пигментов, составу запасных веществ и строению оболочки вегетативных клеток и цист желто-зеленые водоросли обнаруживают сходство с золотистыми, диатомовыми и отчасти бурыми водорослями.

ОТДЕЛ ЭВГЛЕНОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (EUGLENOPHYTA)

Эвгленовые водоросли — обычные обитатели небольших пресных стоячих водоемов. В летние месяцы можно наблюдать, как в небольшом пруду или луже внезапно зеленеет вода. Причиной этого позеленения («цветения») может быть массовое развитие эвгленовых водорослей. Под микроскопом в капле воды, взятой из такой лужи, видны многочисленные зеленые веретеновидные клетки. Легко изгибаясь, меняя форму тела, они быстро движутся во всех направлениях. Обычно это *эвглены* (Euglena) — центральный род, по имени которого назван весь отдел.

Эвгленовые водоросли — это один из немногих отделов водорослей, организация представителей которого ограничена в основном монадной структурой. Сюда относятся микроскопические (длиной 4 — 500 *мкм*) одноклеточные организмы, снабженные одним или двумя жгутами и активно двигающиеся. Движение — характерное свойство эвгленовых водорослей и лишь немногие представители этого отдела, имеющие пальмеллоидную структуру, утратили его.

Форма тела эвгленовых водорослей хорошо приспособлена к движению в воде. У большинства видов она удлиненная, овальная, эллипсоидная и веретеновидная. Последняя среди эвгленовых водорослей встречается особенно часто, и поэтому иногда ее называют эвгленообразной (рис. 193). Имеются виды и с шаровидными клетками, но они сравнительно немногочисленны.

Клетки эвгленовых водорослей на поперечном сечении обычно округлые. В этом случае их можно было бы считать построенными по радиаль-

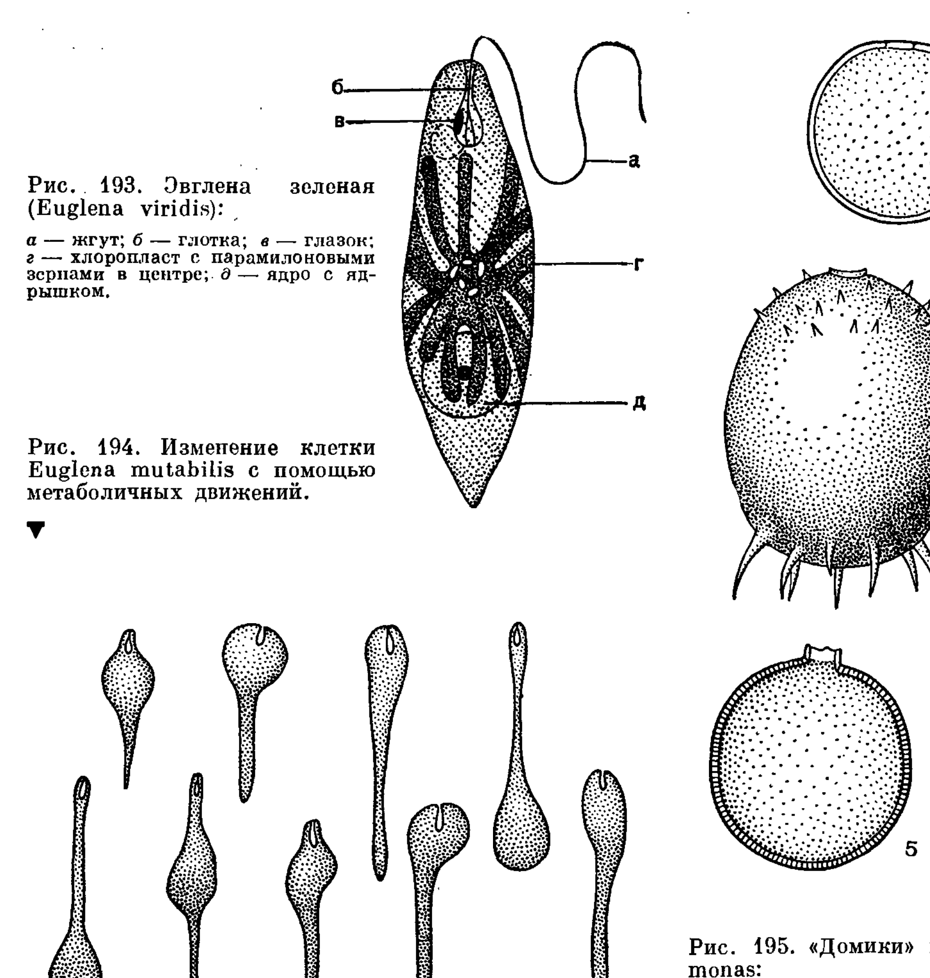


Рис. 193. Эвглена зеленая (Euglena viridis):

а — жгут; *б* — глотка; *в* — глазок; *г* — хлоропласт с парамилоновыми зернами в центре; *д* — ядро с ядрышком.

Рис. 194. Изменение клетки Euglena mutabilis с помощью метаболичных движений.

▼

Рис. 195. «Домики» некоторых видов рода Trachelomonas:

1 — Trachelomonas volvocina; *2* — Tr. globularis; *3* — Tr. armata; *4* — Tr. hystrix; *5* — Tr. planctonica; *6* — Tr. curta.

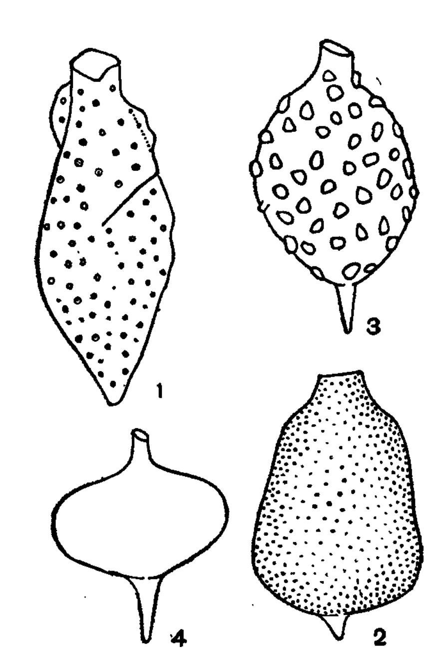


Рис. 196. «Домики» различных видов рода Strombomonas:

1 — Strombomonas subcurvata; *2* — Str. acuminata; *3* — Str. fluviatilis; *4* — Str. volgensis.

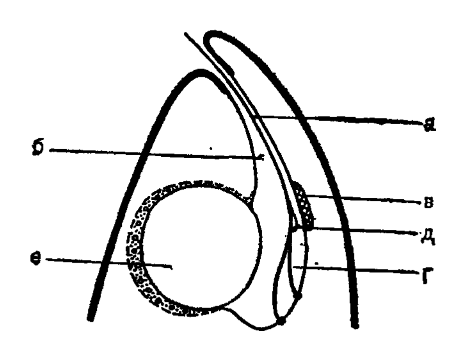


Рис. 197. Схема строения переднего конца клетки эвгленовых водорослей:

а — жгут; *б* — глотка; *в* — глазок (стигма); *г* — резервуар; *д* — фоторецептор; *е* — вакуоля перед ее опорожнением в резервуар.

ной симметрии, но последнюю нарушает спиральное расположение штрихов и других элементов орнаментации, а также внутреннее строение клетки. Поэтому более правильно считать клетки эвгленовых водорослей асимметричными. Наиболее ярко асимметрия выражена у высокоорганизованного рода *факус* (Phacus). Клетки факусов сплющены в виде листообразной пластинки, снабжены килевидными выростами и хвостовым отростком, большей частью изогнутым. Некоторые винтообразно-скрученные клетки факусов при взгляде сверху напоминают гребной винт (рис. 202, *5*).

Эвгленовые водоросли не имеют настоящей оболочки, подобной таковой у высших растений. Защитную роль выполняет наружный слой эктоплазмы — перипласт. Те виды, у которых перипласт мягкий, эластичный, обладают способностью менять форму тела. Такие клетки при своем движении то изгибаются, то раздуваются на одном конце и утончаются на другом, как бы переливая свое содержимое из одного конца клетки в другой (рис. 194). Эту способность эвгленовых водорослей называют метаболией.

Виды с более плотным перипластом сохраняют постоянную форму тела и не способны к метаболии.

Перипласт эвгленовых водорослей редко бывает гладким, обычно он покрыт штрихами или рядами точек, бугорков, проходящих спирально (реже продольно) от переднего конца к заднему. Под перипластом расположены так называемые слизистые тельца, которые выделяют слизь через поры перипласта.

У *трахеломонасов* (Trachelomonas) и *стромбомонасов* (Strombomonas) поверх перипласта образуется плотный «домик»— вначале он тонкий и бесцветный, но с возрастом пропитывается солями железа и марганца и от этого окрашивается в различные оттенки бурого, золотистого и коричневого цветов. «Домики» стромбомонасов обычно слегка шероховатые или морщинистые, а у трахеломонасов более богато орнаментированы: покрыты точками, бугорками, мелкими щетинками, крупными шипами различного строения.

Для выхода жгута в передней части «домика» имеется отверстие, часто окруженное выростом стенки «домика»— горлышком (табл. 28, *1*, *2*; рис. 195, 196).

На переднем конце клетки эвгленовых водорослей находится углубление, продолжающееся внутрь в виде трубки, —«глотка», которая оканчивается расширением —резервуаром (рис. 197). Глотка — органоид выделительной системы. Сократительные вакуоли, в которых скапливается жидкость с растворенными продуктами обмена веществ, изливают свое содержимое в этот резервуар, откуда через глотку оно выводится наружу.

Процесс излияния происходит ритмично через 20 — 30 *сек.*

Движение эвгленовых водорослей совершается с помощью жгута. Жгут прикреплен своим основанием к базальному телу на дне резервуара. Через глотку он выходит наружу. У большинства видов жгут один; некоторые эвгленовые снабжены двумя жгутами равной или неравной длины. Но типичным для эвгленовых следует все же считать наличие двух жгутов, так как даже у одножгутиковых форм имеется

тонкий и короткий остаток второго жгута, который не выходит из глотки, а соединяется в ее пределах с длинным жгутом (рис. 197).

Движение большинства эвгленовых — это активное плавание. Работая жгутом, клетка одновременно вращается вокруг своей оси и как бы ввинчивается в воду. При этом важную роль играют килевые выросты и конечный отросток — стабилизаторы движения. У некоторых бесцветных представителей эвгленовых, живущих на дне водоемов среди ила, наряду с плаванием (*перанема*, *гетеронема*) наблюдается и ползание по дну или другому субстрату (*петаломонас*, *анизонема*). Клетка ползает, как бы ощупывая дорогу впереди своим жгутом.

У анизонемы клетка снабжена двумя жгутами. Один из них направлен вперед и выполняет роль двигателя; второй волочится сзади, играя, вероятно, роль руля (табл. 27, *4*).

Среди эвглен существует группа так называемых «безжгутиковых» форм. Жгут у них отсутствует в наружной своей части или значительно укорочен. Движение у этих форм ползающее, оно осуществляется за счет метаболичных изгибов тела.

Зеленый цвет эвгленовых водорослей объясняется наличием хлорофилла, который содержится у них в виде двух форм — *a* и *b*. Это те же самые формы хлорофилла, которые имеются и у высших растений. Хлорофилл — преобладающий пигмент у эвгленовых водорослей, но, кроме него, присутствуют и другие: α-, β- и ε-каротины и несколько ксантофиллов. Все эти пигменты сосредоточены в хлоропластах.

Кроме пигментов, участвующих в фотосинтезе, у некоторых эвглен (в частности, у Euglena sanguinea) имеется в большом количестве пигмент красного цвета — астаксантин. Раствор его в масле (гематохром) выполняет роль световой ширмы: регулирует количество света, попадающего на хлоропласты. В условиях интенсивного освещения пигмент скапливается в периферической части клетки и затеняет собой хлоропласты. Клетка при этом окрашивается в различные оттенки красного цвета. При ослаблении освещенности пигмент перемещается к центру клетки, и водоросли становятся ярко-зелеными.

Хлоропласты эвгленовых имеют разнообразное строение, особенно у представителей рода эвглена. Они могут быть звездчатыми (рис. 198, *3*), лентовидными (рис. 198, *5*), крупнопластинчатыми (рис. 198, *1*, *2*). Звездчатый хлоропласт

Рис. 198. Форма хлоропластов, пиреноидов и парамилоновых зерен эвгленовых водорослей:

1 — пластинчатый хлоропласт с двускорлупчатым пиреноидом (с б о к у); *2* — пластинчатый хлоропласт с пиреноидом в центре (с в е р х у); *3* — звездчатый хлоропласт с парамилоновыми зернами в центре; *4* — хлоропласт с внутренним пиреноидом, покрытым скорлупкой парамилона; *5* — лентовидные хлоропласты; *6* — дисковидные хлоропласты; *7—12* — парамилоновые зерна.

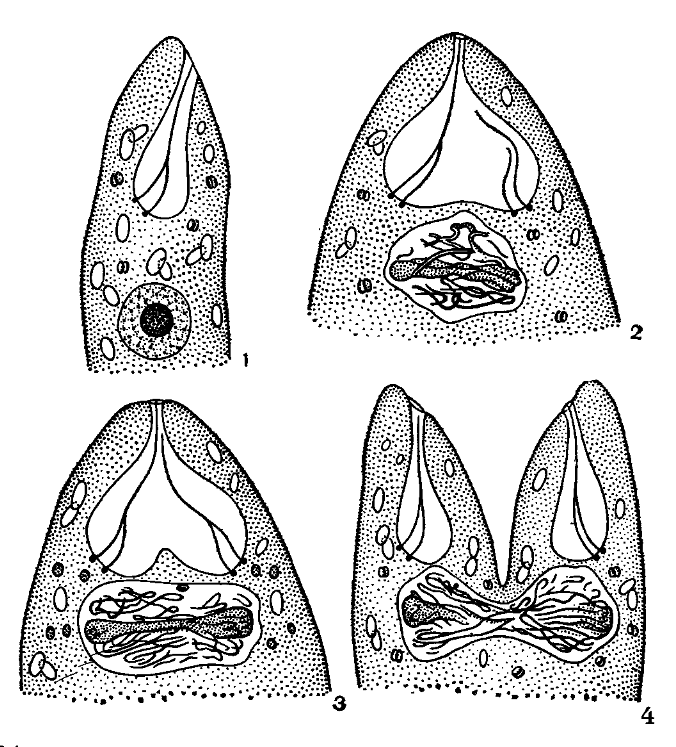


Рис. 199. Схема деления клетки эвглены:

1 — клетка перед делением; *2* — метафаза; *3* — анафаза; *4* — начало продольного разделения клетки.

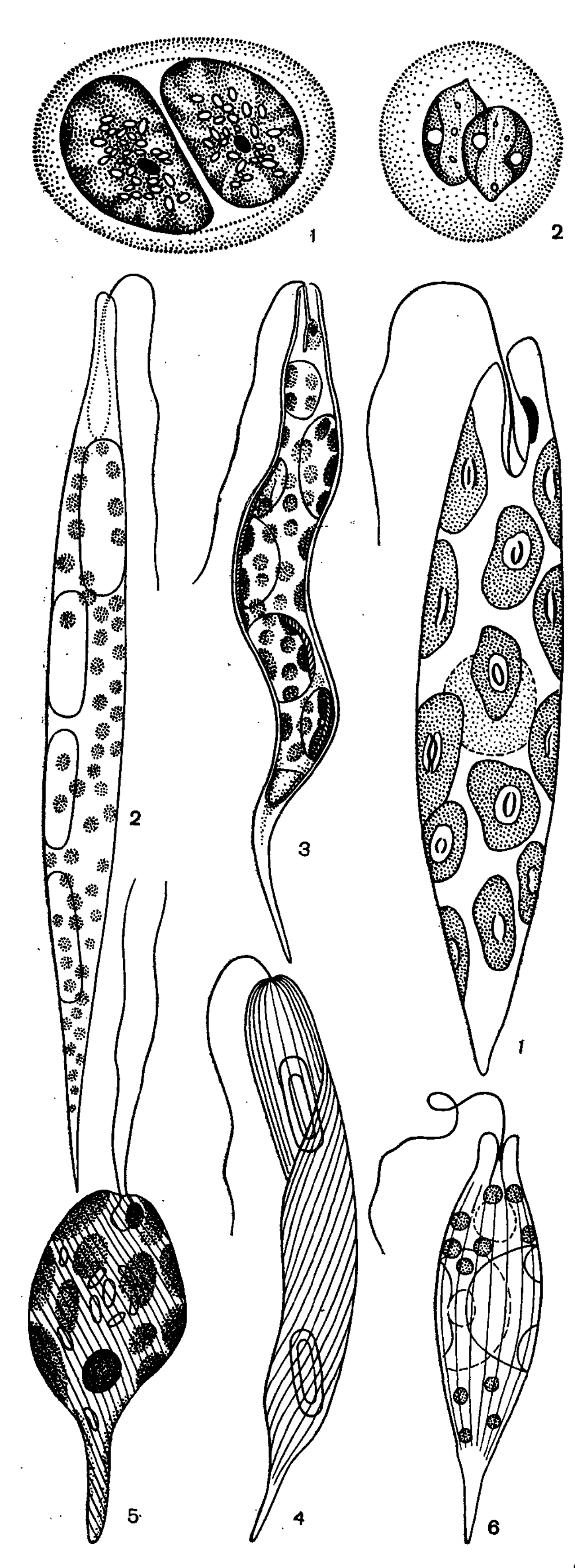


Рис. 200. Деление эвгленовых водорослей в состоянии пальмеллы:

1 — Euglena geniculata; *2* — E. pisciformis.

основной своей частью лежит в центре клетки, откуда к периферии расходятся его лучи. Но более распространены у эвгленовых мелкие дисковидные хлоропласты, расположенные в клетках постенно, т. е. такие же, что и у высших растений (рис. 198, *6*).

В хлоропластах у некоторых видов эвгленовых водорослей хорошо заметны более плотные образования — пиреноиды (рис. 198, *1*, *2*), центры образования запасного питательного вещества парамилона, производного глюкозы. Пиреноиды особенно хорошо заметны благодаря покрывающим их скорлупкам парамилона. Пиреноиды могут откладывать две или одну скорлупку парамилона в форме часовых стекол. У некоторых трахеломонад и стромбомонад известен так называемый внутренний пиреноид: он вытянут к центру клетки и покрыт тонкой наперстковидной скорлупкой парамилона (рис. 198, *4*). У ряда эвглен встречается «голый» пиреноид, не образующий парамилона. У форм с мелкими дисковидными хлоропластами пиреноиды обычно отсутствуют.

У видов, не имеющих пиреноидов, парамилон образуется непосредственно в цитоплазме. В водоемах с большим количеством органических веществ клетки эвгленовых обычно переполнены массой мелких округлых или удлиненных зерен парамилона. В более «голодных» условиях клетки накапливают меньше парамилона. Кроме неопределенного количества мелких зерен, в клетках эвгленовых нередко имеются одно-два более крупных парамилоновых зерна, называемых парамилиями. Парамилии свойственны обычно малометаболирующим видам. Форма парамилий, их размеры и положение в клетке постоянны для определенных видов (рис. 198, *7 — 12*). По-видимому, парамилии повышают остойчивость организмов при движении.

У живых эвгленовых водорослей хорошо заметно красное пятно в передней части клетки — стигма (табл. 28). Стигма прилегает к спинной стороне резервуара; она состоит из мелких оранжево-красных липоидных телец, окрашенных каротином и астаксантином. Тельца плотно прилегают друг к другу, образуя пластинку. Вместе с фоторецептором — утолщенным узелком на жгуте — стигма выполняет роль светочувствительного органа. При движении орга-

Рис. 201. Зеленые эвгленовые водоросли:

1 — Euglena gracilis; *2* — E. acus; *3* — E. convoluta; *4* — E. oxyuris; *5* — Eutreptia pyrenoidifera; *6* — Lepocinclis marssonii.

низма стигма помогает регулировать положение клетки таким образом, чтобы луч света падал на хлоропласт под определенным углом. Зеленые эвгленовые водоросли обладают положительным фототаксисом, но при очень сильном освещении они удаляются в более затененные места, т. е. фототаксис становится отрицательным.

Клеточное ядро эвгленовых водорослей крупное, шаровидное или эллипсоидное. Оно расположено в центре клетки или сдвинуто к заднему концу (рис. 193). У сильно вытянутых клеток ядро также вытянуто. Ядро состоит из нуклеоплазмы, содержащей хроматин, и кариосомы. В отличие от ядрышка высших растений кариосома эвгленовых не исчезает при митозе, а делится самостоятельно.

Эвгленовым водорослям свойственны все три основных типа питания живых организмов: фототрофный, сапрофитный и голозойный (анимальный). Фототрофный тип питания, т. е. усвоение углекислоты с помощью солнечной энергии, характерен для большей части представителей порядка Euglenales: эвглен, трахеломонасов, стромбомонасов, *лепоцинклисов* и других зеленых форм. Сапрофитный тип питания, т. е. осмотическое потребление растворенных в окружающей среде органических веществ, преобладает у бесцветных представителей этого же порядка: *астазий*, *дистигм*, *меноидиумов* и других форм, не имеющих хлоропластов. Наконец, для родов перанема, гетеронема, *энтосифон* и других, объединяемых в порядок *перанемовых*, характерен голозойный (анимальный) тип питания: заглатывание оформленных частиц органического вещества или других более мелких организмов. Голозойное питание встречается иногда и у астазиевых, а некоторые перанемовые могут питаться целиком сапрофитно.

Многие зеленые эвгленовые водоросли, усваивая углекислоту с помощью солнечной энергии, обладают способностью одновременно поглощать и готовые органические вещества, имеющиеся в растворенном состоянии в окружающей среде, т. е. склонны к миксотрофному (смешанному) питанию. Отмечена способность эвгленовых положительно реагировать на имеющийся в растворе витамин B_{12} и другие ростовые вещества.

Процесс размножения эвгленовых водорослей начинается обычно вечером или рано утром. Заключается он в продольном делении особи надвое (рис. 199). Перед делением эвгленовые сбрасывают наружную часть жгута. Происходит деление ядра, жгутикового аппарата, стигмы и хлоропластов. На переднем конце клетки появляется разделительная щель, которая постепенно увеличивается. Образующиеся при этом дочерние клетки совершают активные метаболичные движения. К концу деления особи связаны лишь своими задними концами. Затем и эта связь прерывается, клетки полностью освобождаются друг от друга, вырабатывают жгуты и начинают свое активное движение.

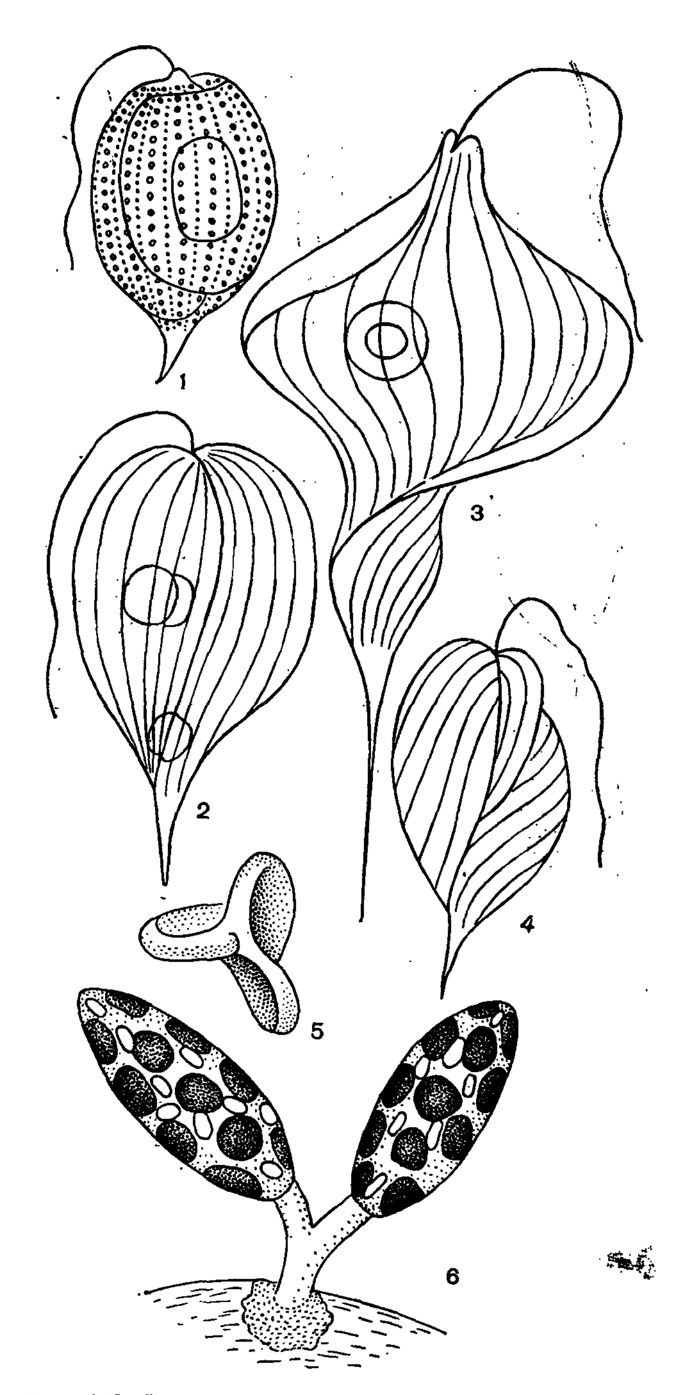


Рис. 202. Зеленые эвгленовые водоросли:

1 — Phacus monilatus; 2 — Ph. orbicularis; 3 — Ph. longicauda; 4 — Ph. arnoldii; 5 — та же клетка сверху; 6 — Colacium arbuscula.

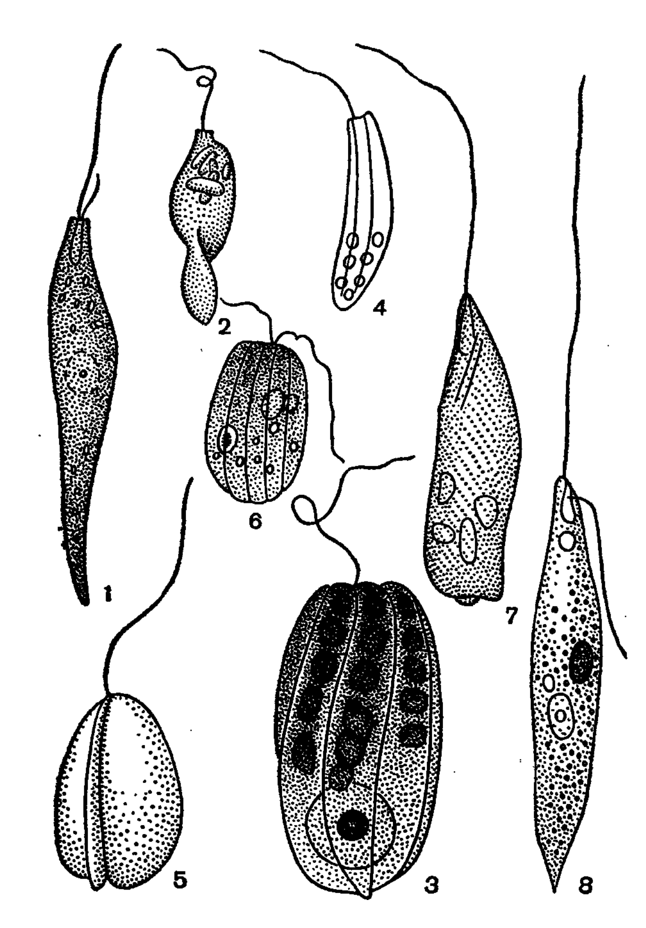


Рис. 203. Бесцветные эвгленовые водоросли:

1 — Distigma proteus; *2* — Astasia inflata; *3* — Gyropaigne cosmos; *4* — Rhabdomonas costata; *5* — Petalomonas steinii; *6* — Entosiphon sulcatum; *7* — Peranema trichophorum; *8* — Heteronema acus.

У представителей рода *колациум* (Colacium), ведущих прикрепленный образ жизни, разделительная щель появляется не на переднем конце, которым они прикрепляются к субстрату, а на свободном морфологически заднем конце клетки.

Деление клетки может происходить и в так называемом пальмеллевидном состоянии (рис. 200). В этом случае оно сопровождается выделением большого количества слизи. Клетки, не образуя жгутов, вновь и вновь продолжают делиться, и в результате получается пальмелла — большое скопление неподвижных клеток, погруженных в слизь.

Процесс деления может продолжаться от 2—4 *ч* (у эвглен) до двух суток (у факусов).

В своем цикле развития большинство эвгленовых водорослей сохраняет подвижный образ жизни. Лишь немногие виды способны временно переходить в пальмеллевидное состояние. Преимущественно неподвижный образ жизни ведут колациум и *эвгленокапса* (Euglenocapsa).

У эвгленовых водорослей известны и покоящиеся стадии. У метаболичных видов это округлые клетки. У видов с постоянной формой тела покоящиеся стадии сохраняют эту же форму, лишь сбрасывают жгут и утолщают перипласт.

Эвгленовые водоросли широко распространены по всей территории земного шара. Нет такой области, нет такого водоема, где они не были бы найдены в том или ином количестве. Это, конечно, не означает, что эвгленовые безразличны к условиям внешней среды. Эвгленовые водоросли — это обитатели континентальных внутренних водоемов. В морях и океанах находки их единичны и случайны. В незначительном количестве встречаются эвгленовые в текучих водоемах и в планктоне центральной части крупных озер. Небогат состав этой группы в водоемах Арктики и пустынных областей. Излюбленными местообитаниями эвгленовых являются пресные, стоячие, мелководные, хорошо прогреваемые, заросшие водными растениями и богатые органическими веществами водоемы лесной и лесостепной зон: заболоченные лесные лужи, канавы, пруды, в особенности удобряемые рыбоводные и биологические, служащие для очистки сточных вод, прибрежные мелководные участки озер. В подобных водоемах эвгленовые водоросли играют большую роль, нередко выступая в качестве доминирующих форм и вызывая «цветение» этих водоемов.

Практическое значение эвгленовых водорослей связано прежде всего с их физиологическими свойствами. Способность большинства видов к миксотрофному или полностью сапрофитному питанию позволяет им активно участвовать в самоочищении водоемов, загрязненных органическими веществами. Среди эвгленовых водорослей существует ряд видов (Euglena pisciformis, E. viridis, Lepocinclis ovum и др.), которые являются хорошими индикаторами степени загрязнения водоема. Большое содержание эвгленовых водорослей в водоеме всегда указывает на повышенную эвтрофность водоема. Некоторые эвгленовые водоросли, в частности Euglena gracilis, служат объектом экспериментального изучения.

Неприхотливость этого вида, способность интенсивно размножаться в условиях культуры позволили использовать его в качестве эталона для выяснения действий на живой организм физиологических, химических и других факторов: различной температуры, антибиотиков, гербицидов, витаминов, ростовых веществ и др.

С помощью эвглен, положительно реагирующих на наличие витамина B_{12}, можно определить его содержание в различных растворах.

Отдел эвгленовых водорослей состоит из двух порядков: *эвгленовых* (Euglenales) и *перанемовых* (Peranematales). Первый порядок объединяет три семейства: *эвгленовых* (Euglenaceae), *колациевых* (Colaciaceae) и *астазиевых* (Astasiaceae).

Семейство эвгленовых наиболее богато представителями. Это зеленые свободноживущие формы. Сюда относится прежде всего центральный род — *эвглена* (Euglena, табл. 28, рис. 201, *1—4*). Этот род наиболее известен, так как ряд видов эвглен обладает способностью развиваться в массе, давая упомянутое выше «цветение» воды.

Близка к эвгленам *эвтрепция* (Eutreptia), отличающаяся от них наличием двух жгутов равной длины и более сильной метаболией. Как исключение среди эвгленовых водорослей, эвтрепция предпочитает морские или солоноватые водоемы.

Удивительно красивы и своеобразны при рассматривании под микроскопом коричневатые «домики» *трахеломонасов* (Trachelomonas, табл. 28, *1*), стенки которых пропитаны гидроокислами железа. Строение «домика» служит характерным признаком вида. Трахеломонас хорошо развивается в водоемах с темно-бурой гумифицированной водой, богатой соединениями железа, тогда как на многие другие водоросли большое количество соединений железа производит угнетающее действие. Представители рода трахеломонас встречаются в СССР в водоемах Украинского Полесья и в южной тайге Западной Сибири, где они селятся в основном в малых лесных заболоченных водоемах.

Род *лепоцинклис* (Lepocinclis, рис. 201, *6*) объединяет одноклеточные подвижные одножгутиковые организмы, совершенно неспособные к метаболии. По бокам клеток лепоцинклиса под микроскопом обычно очень хорошо заметны два сильно преломляющих свет пятна, благодаря которым этот род отличается от некоторых близких видов эвглен. Это парамилоновые зерна, которые у лепоцинклиса кольчатые и постенно облегают клетку изнутри. Лепоцинклис распространен южнее, чем трахеломонас, и часто встречается в прудах и других водоемах лесостепи и степи, хотя некоторые виды (например, Lepocinclis ovum) имеют повсеместное распространение.

Род *факус* (Phacus, табл. 28, *4*; рис. 202, *1—5*) морфологически наиболее сложен. Его асимметричные клетки всегда скручены и снабжены килевидными выростами на спинной стороне и длинным рулевым отростком. Факусы обычно встречаются в небольшом числе в зарослях высших водных растений, случаи массового развития их редки.

Семейство *колациевых* содержит только один род *колациум* (Colacium, рис. 202, *6*). В цикле развития этих водорослей, в отличие от остальных эвгленовых, преобладает неподвижная стадия. Колациум—эпипланктонный организм, поселяющийся на мелких планктонных животных: циклопах, дафниях, коловратках. К телу животных колациум прикрепляется с помощью слизистой ножки или подушечки.

К семейству *астазиевых* относятся бесхлорофилльные организмы, питающиеся сапрофитно органическими веществами, растворенными в окружающей воде. Питательные вещества осмотически поступают в клетку. Сюда относятся сильно метаболирующие *дистигма* (Distigma, рис. 203, *1*) и *астазия* (Astasia, рис. 203, *2*), а также роды *меноидиум* (Menoidium, табл. 27, *3*, *8*), *гиропаигне* (Gyropaigne, рис. 203, *3*), *рабдомонас* (Rhabdomonas, рис. 203, *4*) и *циклидиопсис* (Cyclidiopsis, табл. 27, *1*), имеющие постоянную форму тела. Все эти водоросли часто встречаются в поверхностных слоях ила в различных малых водоемах.

Порядок перанемовых включает виды, у которых процесс питания протекает по анимальному типу. Относящиеся сюда *петаломонас* (Petalomonas, рис. 203, *5*; табл. 27, *2*), *энтосифон* (Entosiphon, рис. 203, *6*), *перанема* (Peranema, табл. 27, *7*; рис. 203, *7*), *гетеронема* (Heteronema, табл. 27, *9*, *10*; рис. 203, *8*), *анизонема* (Anisonema, табл. 27, *4*) и *урцеолус* (Urceolus, табл. 27, *5*, *6*)—хищники. Они заглатывают мелкие оформленные частицы органических веществ и мелкие клетки других водорослей. Однако они могут питаться и сапрофитно.

В настоящее время известно около 1000 видов эвгленовых водорослей, из них для водоемов Советского Союза отмечено около половины.

ОТДЕЛ ЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHLOROPHYTA)

Зеленые водоросли — самый обширный отдел из всех известных в настоящее время отделов водорослей. По приблизительным подсчетам сюда входит от 13 000 до 20 000 видов. Все они отличаются прежде всего чисто-зеленым цветом своих слоевищ, сходным с окраской высших растений и вызванным преобладанием хлорофилла над другими пигментами. Из ассимиляционных пигментов у них обнаружены хлорофиллы *a* и *b*, α- и β-каротины и около 10 различных ксантофиллов. У некоторых видов и стадий развития зеленая окраска клеток может маскироваться красным пигментом гематохромом, накапливающимся в запасных питательных веществах. Клетки зеленых водорослей одноядерные и многоядерные, редко голые, в большинстве с целлюлозной и пектиновой оболочкой. Запасные вещества — крахмал, реже масло.

В морфологическом отношении зеленые водоросли также отличаются наибольшим многообразием по сравнению с другими отделами. Они могут быть одноклеточными, ценобиальными, колониальными и многоклеточными. У них представлены все известные ступени морфологической дифференциации тела водорослей, кроме амебоидной и тканевой: монадная, коккоидная, пальмеллоидная, нитчатая со всеми ее разновидностями, пластинчатая и неклеточная (сифональная и сифонокладальная). Чрезвычайно велик и диапазон их размеров от мельчайших одиночных клеточек диаметром 1—2 *мкм* до макроскопических растений, измеряемых в длину десятками сантиметров. Здесь встречаются также все основные типы бесполого и полового размножения и все основные типы смены форм развития. Большинство представителей в вегетативном состоянии гаплоидны, некоторые диплоидны.

Распространены зеленые водоросли по всему свету. Главным образом они населяют пресные воды, где, по-видимому, возникли и прошли основные этапы своей эволюции, но среди них немало солоноводных и морских форм, а также представителей вневодных наземных и почвенных группировок; встречаются эпифиты, паразиты и симбионты.

Классифицируются зеленые водоросли до сих пор весьма по-разному и одной устоявшейся системы их до сих пор нет. Наиболее определенными единицами классификации здесь являются порядки, но в классы их группируют в разных системах различно. Наибольшие разногласия до сих пор вызывает положение в системе двух наиболее своеобразных групп, издавна относимых к зеленым водорослям: харовых, отличающихся членисто-мутовчатым строением вегетативных частей таллома и совершенно необычным строением генеративных органов, и конъюгат, объединяемых полным отсутствием подвижных стадий и своеобразным типом полового процесса — конъюгацией. В современных классификациях обе эти группы то включают в отдел Chlorophyta, то выделяют в самостоятельные отделы Charophyta и Conjugatophyta (Zygnematophyta, Zygophyta). В первом случае их оценивают то рангом порядка, то как класс, а в отношении конъюгат даже и как подотдел. В настоящей книге харовые рассматриваются как самостоятельный отдел, но конъюгаты включены в отдел зеленых водорослей в ранге самостоятельного класса, характеризующегося более всего специфическим способом полового размножения. Остальные порядки зеленых водорослей нам представляется более естественным группировать в классы по тем основным ступеням морфологической дифференциации тела, которой они достигли, начиная от наипростейшего выражения в рамках каждой ступени и кончая наиболее сложными вариантами, дающими переходы к следующему уровню.

Таким образом в отделе зеленых водорослей мы принимаем деление на 5 классов: 1) вольвоксовые, основная форма вегетативного тела — подвижные жгутиковые клетки и колонии таких клеток; 2) протококковые, основная форма вегетативного тела — неподвижные клетки с плотной оболочкой и колонии таких клеток; 3) улотриксовые — многоклеточные нитчатые и пластинчатые формы различной степени усложненности; 4) сифоновые — неклеточные одноядерные и многоядерные формы с различной степенью внешнего расчленения слоевищ и нитчатые формы, образованные многоядерными сегментами; 5) конъюгаты — одноклеточные симметричного строения и нитчатые формы с половым размножением типа конъюгации.

КЛАСС ВОЛЬВОКСОВЫЕ (VOLVOCOPHYCEAE)

К классу вольвоксовых относятся наиболее примитивные представители отдела зеленых водорослей (Chlorophyta), имеющие монадную структуру тела. В вегетативном состоянии они подвижны в течение всей жизни.

Громадное большинство вольвоксовых — одноклеточные организмы, но есть также ценобиальные формы, а у видов рода *вольвокс* (Volvox) таллом представляет собой колонию. Независимо от строения тела слагающие его клет-

ки всегда несут на переднем конце два, реже четыре одинаковых жгутика; лишь у небольшого числа примитивных форм могут наблюдаться два или три неравных жгутика; очень редко бывает только один жгутик. Оболочка клеток пектиновая или целлюлозная, обычно достаточно твердая; она плотно прилегает к протопласту или отстает от него, иногда снаружи образует выросты разнообразной формы или ослизняется, реже у клеток имеется только тонкий перипласт.

Вольвоксовые — одноядерные формы. Ядро у них шаровидное, обычно с хорошо выраженным ядрышком, и располагается, как правило, в центре клетки, реже в передней или задней ее части. Хлоропласт, за очень редким исключением, один, стенкоположный, обычно чашевидный, с одним крупным пиреноидом в утолщенной части, реже пиреноидов два или несколько, иногда они вовсе отсутствуют. На хлоропласте, обычно в передней его части, находится красное пятнышко — глазок. Имеются пульсирующие вакуоли, чаще всего две, расположены они спереди, у основания жгутиков, реже их несколько, и они разбросаны по всему протопласту в вырезках хлоропласта.

Громадное большинство вольвоксовых — фототрофы, хотя известны случаи гетеротрофного и миксотрофного питания. В процессе фотосинтеза наряду с крахмалом могут вырабатываться масло и волютин.

Размножение вольвоксовых осуществляется вегетативным, бесполым и половым путем. Особенно большого разнообразия достигают здесь формы полового процесса, в результате которого возникает зигота, прорастающая после периода покоя. При прорастании зиготы обычно образуются четыре, реже большее число зооспор, дающих начало новым особям. У некоторых видов зигота вначале подвижна, и тогда ее называют планозиготой, в отличие от неподвижной гипнозиготы.

Вольвоксовые — типичные активные планктеры. Обитают они преимущественно в мелких, стоячих, нередко быстро пересыхающих водоемах — в лужах, канавках, болотах, отстойниках, на полях фильтрации, в биологических прудах очистных сооружений и в других водоемах с органическими загрязнениями воды. Реже они встречаются в водохранилищах, озерах, старицах и реках. Известны формы, обитающие в водоемах с высокой степенью солености и в почве.

Происхождение вольвоксовых легко можно вывести из первичных примитивных амебоидных форм. Эволюция в пределах класса шла, по-видимому, в трех направлениях: 1) по линии усложнения полового процесса — от наиболее примитивного гологамного к наиболее сложному оогамному; 2) в направлении усложнения одноклеточного таллома через ценобиальные формы к колониальным с хорошо выраженной дифференциацией клеток на вегетативные и репродуктивные; 3) в направлении утраты подвижности в вегетативном состоянии — одного из наиболее примитивных признаков растительной клетки. Эта линия эволюции привела к формированию протококковых водорослей, составляющих самостоятельный класс зеленых водорослей.

Значение вольвоксовых в природе и в жизни человека велико. Прежде всего это активные санитары загрязненных и сточных вод. Развиваясь в массе в многочисленных мелких и сильно загрязненных водоемах, вольвоксовые принимают самое активное участие в процессах самоочищения загрязненных вод. Благодаря способности вольвоксовых выдерживать различную степень загрязнения среды обитания их используют в качестве показательных форм при биологическом анализе загрязненных вод. Вольвоксовые принимают также активное участие в отложении сапропелей, являются одним из звеньев в цепи питания гидробионтов. Некоторые из них способны вызывать зеленое и красное «цветение» воды в крупных водоемах, где создаются оптимальные условия для их массового развития. Из некоторых видов, вызывающих красное «цветение», можно получать каротин, препараты которого широко используются в практике.

Вольвоксовые водоросли представляют собой большую и четко очерченную систематическую группу зеленых водорослей, которую естественнее всего принимать в ранге класса. Класс вольвоксовых подразделяют на два весьма неодинаковых по объему подкласса: *протохлориновые* (Protochlorinophycidae) и *собственно вольвоксовые* (Volvocophycidae). Первый из них, объединяющий в своем составе очень небольшое число родов и видов с примитивным строением тела, изучен еще совершенно недостаточно, и здесь мы рассматривать его не будем. Наоборот, собственно вольвоксовые объединяют очень большое количество видов, и мы рассмотрим их более подробно. Громадное большинство их имеет хорошо выраженную плотную оболочку и обычно два, реже четыре равных жгутика. Наиболее просто устроенные представители этого подкласса, с оболочкой в виде тонкого и нежного перипласта, выделены в порядок *полиблефаридовых* (Polyblepharidales); одноклеточные формы с хорошо выраженной плотной оболочкой выделяют в наиболее обширный порядок *хламидомонадовых* (Chlamydomonadales); ценобиальные и колониальные формы объединены в сравнительно небольшой порядок *вольвоксовых* (Volvocales).

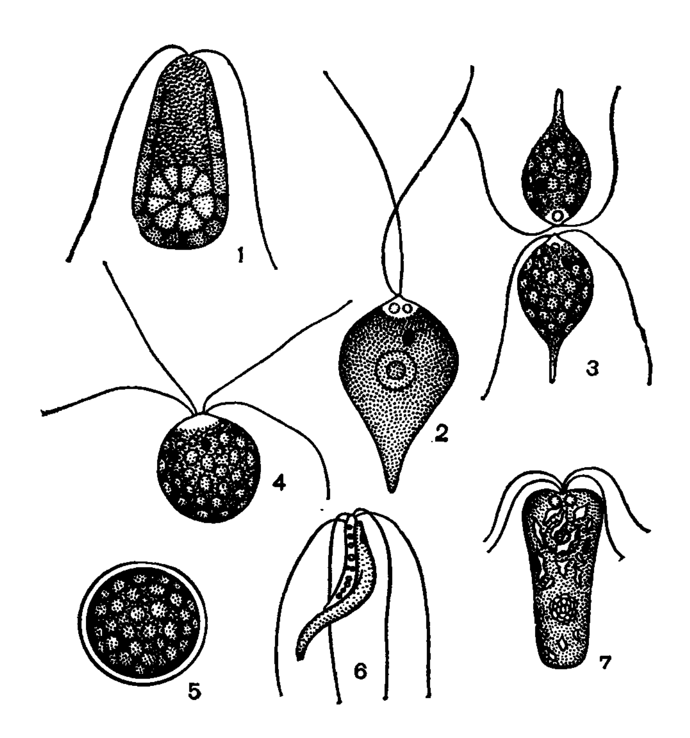


Рис. 204. Полиблефаридовые:

1 — Dunaliella salina; *2—5* — Phyllocardium complanatum (*2* — вегетативная клетка, *3* — гологамия, *4* — планозигота, *5* — гипнозигота); *6* — Spermatozopsis exsultans; *7* — Pyramimonas reticulata.

ПОРЯДОК ПОЛИБЛЕФАРИДОВЫЕ (POLYBLEPHARIDALES)

Этот порядок объединяет около 10 небольших родов, состоящих преимущественно из одноклеточных форм. Наиболее изученными, имеющими практическое значение, являются виды рода *дюналиелла* (Dunaliella). Это самый крупный род порядка, насчитывающий 38 видовых и внутривидовых таксонов. Самый известный и интересный из них — *дюналиелла солевая* (Dunaliella salina), вызывающая красное «цветение» воды в пересыщенных солью водоемах. Интересна история его открытия.

Трудно себе представить красное «цветение» воды, но в природе такое явление уже давно было известно и, конечно, не могло пройти мимо внимания ученых. К выяснению причин красного «цветения» первыми приступили французские ученые. В 1836 г. Парижской Академией наук такое задание было поручено академику Пайену, который после проведенных исследований пытался объяснить это явление массовым развитием мелкого ракообразного артемии. Однако это оказалось ошибочным. Исследованиями другого французского ученого— Дюналя — в 1838 г. было показано, что красное «цветение» в сильно засоленных (гипергалинных) водоемах вызывается массовым развитием одноклеточной водоросли, которая в 1905 г. была подробно описана румынским ученым Теодореско и названа в честь первооткрывателя дюналиеллой.

В степях Крыма и Присивашья часто можно увидеть водоем с кирпично-красной водой. Это, как правило, бывает связано с массовым развитием дюналиеллы солевой. Сделав обычный препарат из такой красной воды и рассматривая его при малом увеличении, можно заметить лишь крохотные подвижные розовые точечки. Переведя микроскоп на большое увеличение, можно рассмотреть остановившуюся или приклеившуюся к предметному стеклу жгутиками отдельную клетку.

Клетка дюналиеллы солевой (рис. 204, *1*; табл. 29, *1—5*) покрыта только тонким и нежным перипластом, что позволяет ей изменять форму, но все же чаще всего она удлиненно-яйцевидная. Длина клеток колеблется от 5 до 29 *мкм*, ширина от 3,8 до 20,3 *мкм*. Сзади клетка широко округлая, спереди суженная и несет два равных жгутика. Внутри клетки имеется чашевидный хлоропласт, обычно доходящий почти до основания жгутиков. В передней части хлоропласта расположен бледно-розовый, нечетко выраженный глазок, а внизу, в утолщенном его дне, лежит крупный пиреноид, окруженный крахмальной сферой, состоящей из нескольких крупных крахмальных зерен. Ядро одно, шаровидное, оно расположено в центре клетки над пиреноидом, в вырезке хлоропласта, и обычно его трудно заметить. В процессе жизнедеятельности клетки в ней накапливаются каротиноиды, придающие клетке розово-желтую или кирпично-красную окраску.

Живые клетки дюналиеллы плавают быстро, но плавно. Это типичные активные планктеры. Размножение у дюналиеллы в основном вегетативное, путем продольного деления клетки в подвижном состоянии. Известен также половой процесс в виде типичной гологамии. Возникшая зигота обычно окрашена в зеленовато-красный цвет. Прорастая, она дает начало вегетативным клеткам. В цикле развития дюналиеллы известны пальмеллы и цисты (табл. 29, *3—5*).

Способность этого и других видов дюналиеллы отлагать в клетке каротиноиды используют в практике — из них добывают пигмент каротин, широко применяемый в ряде отраслей промышленности.

К порядку полиблефаридовых относятся также следующие хорошо изученные и широко распространенные виды: двужгутиковый *филлокардиум уплощенный* (Phyllocardium complanatum) и четырехжгутиковые *сперматозопсис прыгающий* (Spermatozopsis exsultans) и *пира-*

мимонас сетчатый (Pyramimonas reticulata, рис. 204, *2—7*).

ПОРЯДОК ХЛАМИДОМОНАДОВЫЕ (CHLAMYDOMONADALES)

К этому порядку относятся одноклеточные формы с хорошо выраженной оболочкой, двумя или четырьмя равными жгутиками. Хлоропласты у них всегда зеленые, лишь иногда замаскированные гематохромом в красный цвет, реже клетки бесцветные. Последние выделены в особое семейство *политомовых* (Polytomaceae).

В зависимости от строения оболочки окрашенные представители порядка хламидомонадовых подразделяются на три семейства. Основное и наиболее крупное из них — семейство *хламидомонадовых* (Chlamydomonadaceae), представители которого характеризуются наличием достаточно мягкой оболочки, которая при размножении клеток обычно растягивается, не распадаясь на отдельные куски. Центральным родом этого семейства является род *хламидомонас* (Chlamydomonas), насчитывающий свыше 500 видов. Почти все они — обитатели мелких, хорошо прогреваемых и сильно загрязненных водоемов. Это активные санитары загрязненных вод, в которых они очень быстро размножаются и вызывают зеленое «цветение». Наряду с автотрофным способом питания их клетки способны всасывать через оболочку растворенные в воде органические вещества, что способствует активизации процессов самоочищения загрязненных вод.

В сказанном очень легко убедиться, если побывать на очистных сооружениях городской канализации и понаблюдать за деятельностью хламидомонадовых в отстойниках или картах полей фильтрации. Здесь хозяйственные и бытовые стоки могут «зацветать» буквально в течение нескольких дней, приобретая ярко-зеленую окраску. Под микроскопом можно увидеть, что в капельке такой густой мутной зеленой воды жизнь бьет ключом: сотни ярко-зеленых клеток проносятся в поле зрения с невероятной быстротой, причем и форма, и размеры, и даже манера плыть не у всех клеток одни и те же. Но иногда в такой зеленой капельке почти все клетки бывают совершенно одинаковыми и ведут себя однотипно. Следовательно, зеленое «цветение» здесь может быть вызвано несколькими видами или только одним. Но такая активность в поведении хламидомонадовых весьма кратковременна. Тот же водоем через несколько дней может оказаться с чистой, прозрачной до дна и неокрашенной водой. Тех видов — самых активных санитаров сточных вод — здесь уже не будет. Их зиготы, цисты или пальмеллы, поглотив основную массу органических веществ, опустились на дно и там, в илу, «отдыхают». При благоприятных для них условиях — с появлением новых сильных органических загрязнений в воде, со сбросом стоков — их жизнедеятельность опять активизируется.

Более подробно с семейством хламидомонадовых можно познакомиться на примере одного из видов рода хламидомонас.

Хламидомонас хоботковый (Chlamydomonas proboscigera), в отличие от дюналиеллы и других полиблефаридовых, имеет плотную двухконтурную оболочку, спереди образующую заметное выпячивание — носик. Размеры и форма носика в пределах рода сильно варьируют, но являются постоянными для отдельных видов и используются при их описании как важные систематические признаки. От основания но-

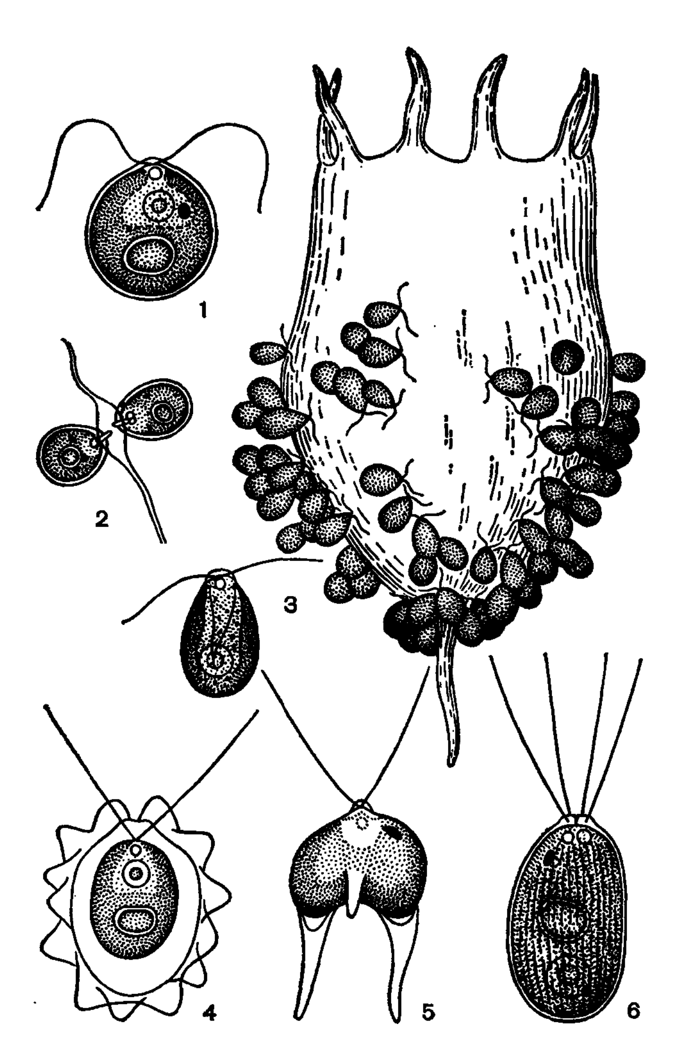


Рис. 205. Хламидомонадовые:

1—2 — Chlamydomonas proboscigera, взрослая клетка и копуляция изогамет; *3* — Ch. annuraeae на панцире коловратки (Annuraea cochlearis); *4* — Lobomonas stellata; *5* — Furcilla bicaudata; *6* — Carteria crucifera.

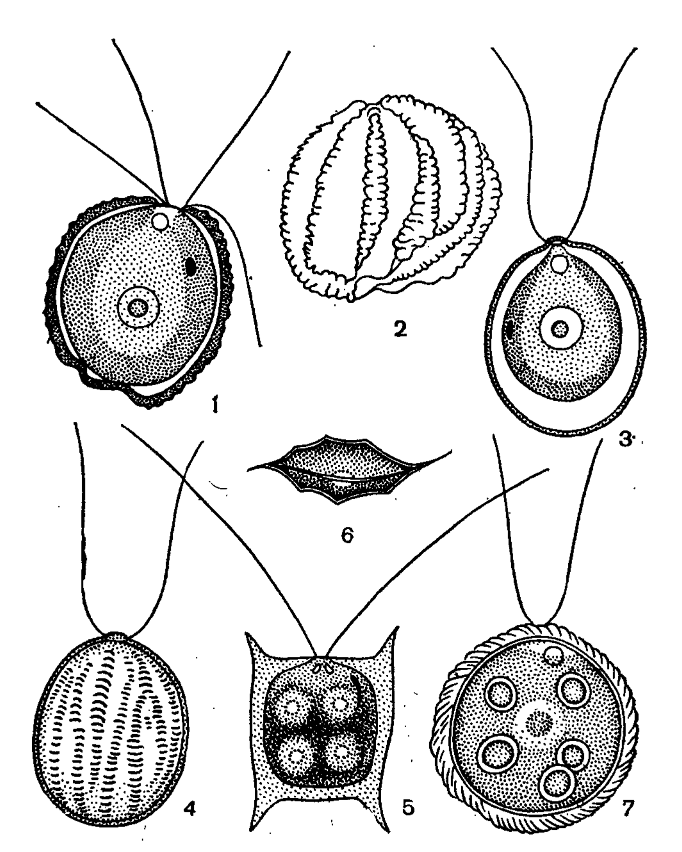


Рис. 206. Коккомонадовые и факотовые:

1—2 — Pedinopera robusta, строение протопласта внутри оболочки и оболочка снаружи; *3—4* — Pedinoperopsis gracilis, строение протопласта внутри оболочки и оболочка снаружи; *5—6* — Pteromonas aculeata, клетка с широкой и узкой стороны; *7* — Phacotus coccifer.

сика отходят два крепких равных по длине жгутика. Всю внутреннюю часть клетки занимает чашевидный хлоропласт, в сильно утолщенном дне которого расположен шаровидный пиреноид с крахмальной сферой. В верхней части на хлоропласте находится крупный, хорошо заметный красный глазок, а внутри вырезки хлоропласта расположено видимое без специальной окраски крупное шаровидное ядро с отчетливо различимым ядрышком. В передней части клетки, у основания жгутиков, в вырезке хлоропласта легко заметить две пульсирующие вакуоли.

Кроме бесполого размножения зооспорами, у этого вида наблюдается и половой процесс в виде типичной изогамии. Интересны здесь гаметы. Они имеют копуляционные хоботки, выступающие через оболочку между основаниями жгутиков (рис. 205, *1*, *2*), что и послужило основой для видового названия.

Хламидомонас хоботковый распространен очень широко. Он часто встречается в небольших стоячих водоемах, лужах, прудах, канавах, арыках. Это типичный свободноживущий активный планктер.

Однако среди видов хламидомонас известны и такие, клетки которых прикрепляются к телу водных животных, преимущественно коловраток, как, например, *хламидомонас аннуреи* (Chlamydomonas annuraeae, рис. 205, *3*) и некоторые другие. Они потеряли собственную подвижность, но стали передвигаться еще быстрее, сидя на движущихся коловратках.

К этому же семейству относится род *гематококкус*, виды которого (например, Haematococcus pluvialis, табл. 29, *6*, *7*) способны накапливать в клетках и особенно в апланоспорах большое количество красного гематохрома, что отражено в названии рода. Интересны также роды *лобомонас* (Lobomonas, рис. 205, *4*) и *фурцилла* (Furcilla, рис. 205, *5*), виды которых отличаются разнообразными выростами клеточной оболочки, и род *картерия* (Carteria), насчитывающий свыше 60 видов, характеризующихся наличием у клеток не двух, а четырех одинаковых жгутиков (рис. 205, *6*).

Кроме рассмотренного большого семейства, в порядке хламидомонадовых имеются еще два небольших, но интересных семейства. Так, представители семейства *коккомонадовых* (Coccomonadinaceae) отличаются плотной, пропитанной известью или содержащей другие включения сплошной оболочкой, как, например, в роде *пединопера* (Pedinopera robusta, рис. 206, *1*, *2*).

Представители третьего семейства — *факотовых* (Phacotaceae)— характеризуются двустворчатой, инкрустированной углекислым кальцием, кремнеземом или солями железа оболочкой, образующей иногда крыловидные выросты. Сюда относятся, например, роды *пединоперопсис* (Pedinoperopsis), *птеромонас* (Pteromonas) и *факотус* (Phacotus), виды которых часто встречаются в ямах, содержащих большое количество органических загрязнений (рис. 206, *3—7*).

ПОРЯДОК ВОЛЬВОКСОВЫЕ (VOLVOCALES)

Порядок вольвоксовых объединяет наиболее высокоорганизованных представителей класса. Сюда относятся исключительно ценобиальные и колониальные формы. Но и здесь отдельные клетки, слагающие ценобии и колонии, построены по типу хламидомонады. Однако, в отличие от одноклеточных форм, при размножении клетки здесь не расходятся, а срастаются своими оболочками или остаются соединенными общей слизью. Форма общей слизистой оболочки, количество клеток и способ их размещения в ней, а также способ срастания клеток в комплексы являются постоянными признаками и широко используются в систематике

этого порядка. Обычно порядок вольвоксовых подразделяют на три семейства. Один из наиболее типичных представителей семейства *спондиломоровых* (Spondylomoraceae)— *пиработрис стройный* (Pyrobotrys gracilis, рис. 207, *1*). Он характеризуется способом срастания клеток, расположением их ярусами и отсутствием общей слизистой оболочки вокруг гроздевидного ценобия. Этот вид обычно хорошо развивается, например, в первой половине мая в отстойниках очистных сооружений сахарных заводов Украины в придонных слоях воды. Если взять пипеткой каплю образовавшегося на дне этих водоемов темно-зеленого осадка и приготовить препарат, то под микроскопом можно увидеть почти чистую культуру пироботриса— его четырехъярусные, обычно 16-клеточные ценобии с клетками различного возраста: от крохотных, стройных, грушевидных и еще слабоокрашенных до крупных, толстых, обратнояйцевидных клеток с интенсивно окрашенным темно-зеленым хлоропластом. Часть крупных клеток таких ценобиев вместо протопласта может содержать уже образовавшиеся зооспоры, которые, двигаясь в оболочке материнской клетки, там же срастаются в новый крохотный грациозный ценобий. Когда клеточки его достаточно подрастут, они разрывают оболочку материнской клетки и новый молодой ценобий, оказавшийся в воде, начинает жить как самостоятельный ценобиальный организм. В конце вегетационного периода в клетках ценобиев пироботриса вместо зооспор возникают изогаметы. Они попарно копулируют и дают зиготу, при помощи которой вид переживает неблагоприятные условия до следующего года.

В чистых водах рек и озер можно встретить четырехжгутиковую форму, относящуюся к этому семейству, например *спондиломорум четверной* (Spondylomorum quaternarium, рис. 207, *2*), сходный с предыдущим видом. Весьма своеобразный по строению вид — *хлоркорона богемская* (Chlorcorona bohemica, рис. 207, *3*), в ценобиях которой клетки соединены слизистыми тяжами в два 4-клеточных ромбических яруса.

Второе семейство — *стефаносферовые* (Stephanosphaeraceae)— содержит единственный род и вид *стефаносферу дождевую* (Stephanosphaera pluvialis, рис. 207, *4*). Это типичный холодолюбивый вид (криофил), встречающийся обычно на поверхности снегового покрова в северных районах. Его можно найти, например, в Мурманской области, где он вегетирует на протяжении всего лета на поверхности тающего снега и льда в овражках и расщелинах скал каменистой тундры. В пробе воды из такого растаявшего снега при малом увеличении мы увидим шаровидные или эллипсоидные ценобии, внутри которых обычно расположено 8 клеток более или менее веретеновидной формы. Клетки покрыты лишь тонким и нежным перипластом, позволяющим им вырабатывать разветвленные протоплазматические выросты, которыми они упираются в стенку ценобия. Внутри ценобия клетки расположены поясом по экватору, а их жгутики выходят наружу. В хлоропласте каждой клетки содержится по 2—5 пиреноидов и округло-треугольный глазок, расположенный на наружной его стороне. Пульсирующих вакуолей несколько, и они разбросаны по всему протопласту. В клетках некоторых ценобиев можно увидеть дробление протопласта на 8, реже 4 или 16 участков. Это начало образования зооспор, которые, сформировавшись, не выходят из оболочки материнской клетки, а размещаются в ней по ее экватору и слагают новый ценобий. Кроме зооспор, в клетках ценобия может образоваться от

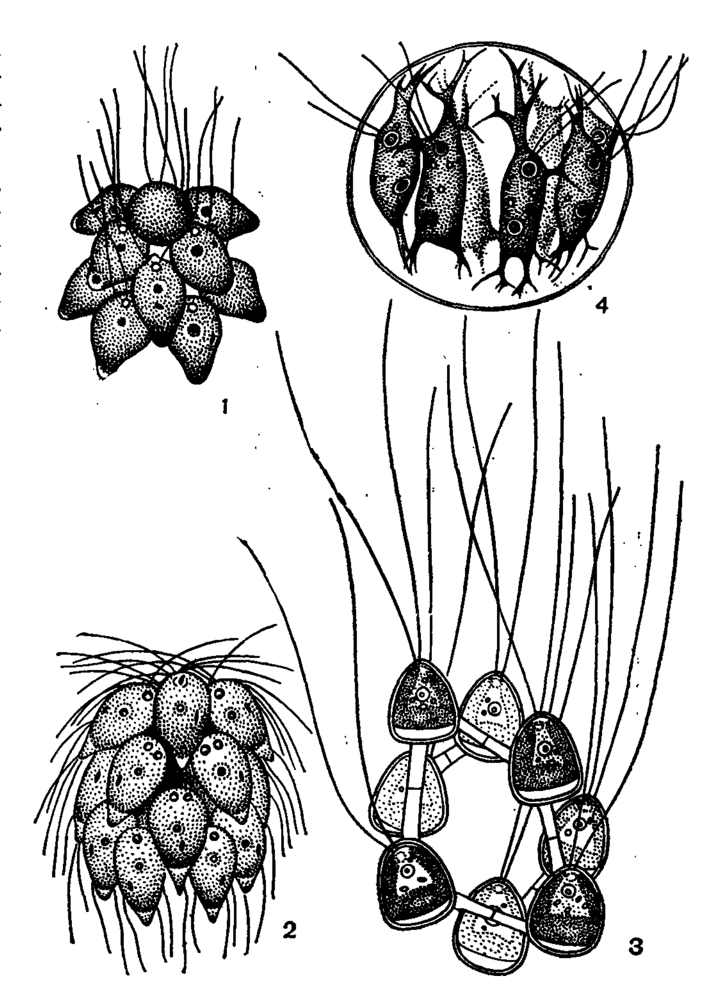


Рис. 207. Спондиломоровые и стефаносферовые:

1 — Pyrobotrys gracilis; *2* — Spondylomorum quaternarium; *3* — Chlorcorona bohemica; *4* — Stephanosphaera pluvialis.

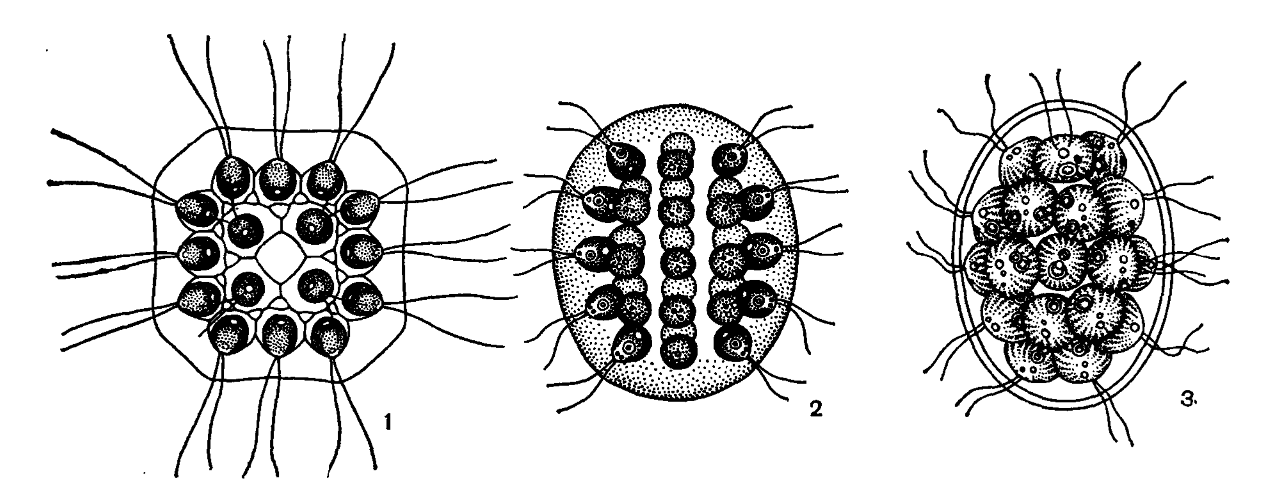


Рис. 208. Вольвоксовые:

1 — Gonium pectorale; *2* — Eudorina elegans; *3* — Pandorina morum.

4 до 32 веретеновидных изогамет, которые, попарно копулируя внутри ценобия, дают одну зиготу. Последняя накапливает гематохром, приобретает красную окраску и переходит в состояние покоя. Через некоторое время она дает новый ценобий.

Последнее семейство — *собственно вольвоксовые* (Volvocaceae)—представлено ценобиальными и колониальными формами. Из ценобиальных форм наиболее обычны представители родов *гониум* (Gonium) и *эвдорина* (Eudorina). У первого из них клетки ценобия расположены в один слой, пакетиком, окруженным общей слизистой обверткой.

Яркое впечатление производит под микроскопом *гониум пекторальный* (Gonium pectorale, рис. 208, *1*) во время движения, когда его 16-клеточный ценобий парит в толще воды, напоминая сказочный ковер-самолет: клетки ценобия, дружно двигая жгутиками, свисающими вниз бахромой, несут над собой общую слизистую обвертку.

У широко распространенных видов эвдорины ценобии обычно эллипсоидные, состоят из 32 клеток, расположенных не в одной плоскости, а по периферии в поверхностном слое общей слизи в 5—8 рядов. Благодаря согласованному движению жгутиков всех 32 клеток ценобий довольно быстро передвигается в толще воды. Обычно в ценобии эвдорины все клетки одинаковые (Eudorina elegans, рис. 208, *2*) и все способны, как и у гониума, к образованию бесполым путем новых дочерних ценобиев.

У *пандорины* (Pandorina morum, рис. 208, *3*) в ценобиях обычно 16 клеток, и расположены они не рыхло, как у эвдорины, а компактно, соприкасаясь боковыми сторонами, в связи с чем обычно приобретают многогранную форму.

Указанные ценобиальные формы вольвоксовых встречаются довольно часто, обычно в небольших стоячих водоемах, где летом нередко вызывают зеленое «цветение» воды. Размножаются они в основном бесполым способом, путем образования в каждой клетке молодых ценобиев. К концу вегетации у них осуществляется и половой процесс — в виде изогамии у гониумов, гетерогамии у пандорин и оогамии у эвдорин. Во всех случаях образовавшаяся зигота переходит в состояние покоя.

Колониальные формы вольвоксовых представлены лишь видами рода *вольвокс* (Volvox). Это наиболее высокоорганизованные представители класса. Их колонии (рис. 209) имеют вид слизистых, диаметром до 2 *мм* шаров, в периферическом слое которых расположено множество, до 20, а у некоторых и до 50 тыс. хламидомонадоподобных клеток, сросшихся своими боковыми ослизненными стенками друг с другом и соединенных одна с другой протоплазменными тяжами (плазмодесмами). Здесь уже наблюдается дифференциация или специализация клеток в пределах колонии. Громадное большинство составляют вегетативные клетки, слагающие периферическую часть колонии и не принимающие участие в размножении. Между вегетативными клетками разбросаны более крупные репродуктивные клетки. Около десятка из них — клетки бесполого размножения, так называемые п а р т е н о г о н и д и и, которые в результате многократных делений дают начало молодым, дочерним колониям внутри материнской. Половое размножение представлено типичной оогамией. Оогонии и антеридии возникают также из репродуктивных клеток. В грушевидных, с темно-зеленым содержимым оогониях возникает одна яйцеклетка. В антеридиях образует-

ся по 64 желтоватой окраски антерозоида, сложенных в виде пакетика. После оплодотворения яйцеклетка превращается в ооспору с многослойной, шиповатой снаружи оболочкой и богатым запасными веществами внутренним содержимым. После периода покоя ооспора дает начало новой колонии вольвокса.

Наиболее широко распространенными являются два вида этого рода — *вольвокс шаровидный* (Volvox globator) с однодомными колониями и *вольвокс золотистый* (Volvox aureus), колонии которого двудомны. В центральных районах европейской части СССР оба эти вида часто встречаются в старицах рек и прудах, нередко вызывая даже «цветение» воды (рис. 209).

Из вышесказанного видно, что класс вольвоксовых (Volvocophyceae)—это сравнительно однородная группа отдела зеленых водорослей (Chlorophyta). Они характеризуются только одной монадной структурой тела. Таллом их преимущественно одноклеточный, у некоторых типично ценобиальный, у немногих колониальный. Строение клетки в общем однородное, почти у всех видов хламидомонадоподобное.

Вольвоксовые не являются тупиковой ветвью в эволюции зеленых водорослей. Потеряв подвижность, представители вольвоксовых на каком-то этапе исторического развития передали эстафету протококковым водорослям.

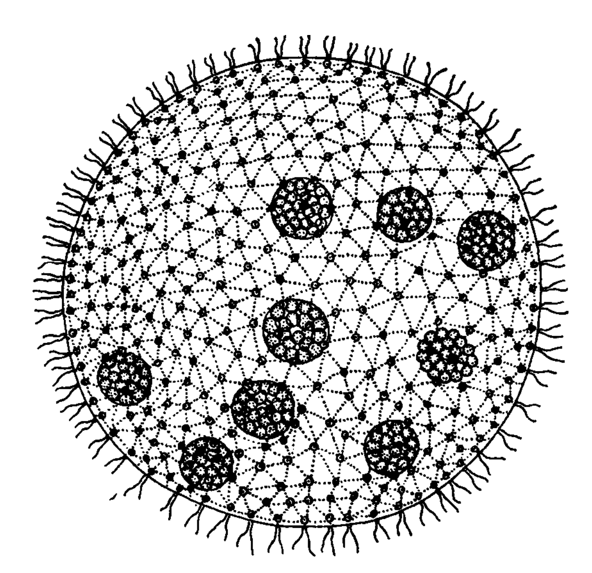


Рис. 209. Вольвоксовые: Volvox aureus.

КЛАСС ПРОТОКОККОВЫЕ (PROTOCOCCOPHYCEAE)

В отличие от вольвоксовых протококковые водоросли характеризуются в вегетативном состоянии полным отсутствием монадной структуры тела. У громадного большинства видов таллом имеет коккоидную структуру. Реже наблюдается пальмеллоидная структура, у одного вида (Protosiphon botryoides) известна примитивно сифональная и у нескольких родов примитивно нитчатая и примитивно пластинчатая структуры. В основном это одноклеточные и ценобиальные, реже колониальные формы, и лишь у видов с примитивно нитчатой и пластинчатой структурами можно говорить о многоклеточности таллома.

Несмотря на кажущуюся однородность, протококковые водоросли представляют собой очень обширную и многообразную группу, интересную в теоретическом и весьма важную в практическом отношении.

В теоретическом отношении протококковые водоросли интересны прежде всего тем, что в процессе эволюции отдела зеленых водорослей на этом этапе впервые возникла, утвердилась и приобрела широкое развитие коккоидная, типично растительная структура тела. Именно этот класс стал узловым пунктом в эволюционном развитии зеленых водорослей, именно в его пределах зародились новые ступени морфологической дифференциации тела, представленные ныне сифоновыми, сифонокладовыми, сцеплянками и улотриксовыми водорослями.

По строению протопласта протококковые напоминают вольвоксовых. Наиболее примитивные из них еще сохраняют пульсирующие вакуоли, глазок и даже жгутики, хотя последние здесь неподвижны и именуются п с е в д о ц и л и я м и. Наличие этих рудиментарных органелл позволяет выводить происхождение протококковых непосредственно из вольвоксовых. С другой стороны, наличие у некоторых видов протококковых водорослей тенденции давать более или менее долговечный нитчатый или пластинчатый таллом, возникающий в результате деления клеток, указывает на прямой эволюционный переход от протококковых к улотриксовым водорослям.

Громадное большинство протококковых — микроскопические формы, лишь в пределах нескольких родов таллом может достигать крупных размеров. Форма клеток здесь чрезвычайно разнообразна, но преобладающей является шаровидная, эллипсоидная и яйцевидная. Встречаются также веретеновидные, полулунные, серповидные, почковидные и иной формы клетки. Размеры их колеблются примерно от 2 до 30 *мкм*, но у некоторых видов они могут быть крупнее, длиной до 200—400 *мкм*, и только у водяной сеточки (Hydrodictyon reticulatum, см. ниже) длиной до 1,5 *см* при общих размерах всего таллома (ценобия) до 1 *м*.

Оболочка клеток протококковых водорослей всегда сплошная, из целлюлозы, реже с примесью пектиновых веществ, а у низших форм

чисто пектиновая. У многих видов она снаружи снабжена щетинками, иглами, шипиками, бородавками или окружена толстым слоем слизи, что помогает клеткам пассивно парить в толще воды.

Хлоропласт в клетках обычно один, стенкоположный, чашевидный, реже пластинчатый или сетчатый, изредка центральный, лишь у немногих видов имеется несколько дисковидных хлоропластов. Пиреноид в клетке тоже обычно один, базальный, реже центральный или боковой, покрытый общей крахмальной сферой или скорлупками крахмала. Лишь у немногих видов пиреноидов в хлоропласте несколько. У громадного большинства протококковых водорослей клетки одноядерные; ядро обычно крупных размеров, с хорошо выраженным ядрышком. Сравнительно редко встречаются многоядерные клетки.

У протококковых водорослей преобладает бесполое размножение, реже наблюдается половой процесс, иногда они размножаются путем простого деления клеток. Бесполое размножение осуществляется при помощи гемизооспор, зооспор и автоспор. Гемизооспоры, или амебоиды, — наиболее примитивные специализированные клетки бесполого размножения. От зооспор они отличаются отсутствием жгутиков, а от автоспор, кроме того, и отсутствием настоящей оболочки, в связи с чем способны производить амебоидные движения и передвигаться в том или ином направлении. Зооспоры — дальнейший этап в усложнении бесполого размножения протококковых водорослей; они характеризуются наличием жгутиков, но еще лишены настоящей оболочки и, как правило, кратковременны. Наконец, автоспоры представляют высший этап в усложнении бесполого размножения протококковых водорослей, они лишены жгутиков и всегда покрыты оболочкой. В громадном большинстве случаев автоспора является миниатюрной копией вегетативной клетки, реже она дооформляется после выхода из оболочки материнской клетки.

Половой процесс у протококковых водорослей наблюдается сравнительно редко. Обычно это изогамия, реже гетерогамия. Оогамный половой процесс известен только у очень немногих родов. Наиболее обычными стадиями покоя у протококковых водорослей являются акинеты и цисты.

В экологическом отношении протококковые водоросли исключительно многообразны. В водоемах они принимают активное участие в сложении планктона, бентоса и нейстона, нередко встречаются в перифитоне. Они обычны также в наземных местообитаниях и в почве. Известны среди них эндофитные формы, симбионты и даже паразиты. Основную массу видов протококковых составляют все же планктонные формы, размножающиеся автоспорами. Собственно бентосных форм сравнительно немного. В сложении перифитона протококковые играют весьма существенную роль. Здесь в зависимости от субстрата, на котором они живут, протококковые четко подразделяются на эпифитные и эпизойные формы. Последние поселяются обычно на панцирях циклопов и дафний, реже встречаются на их личинках, на олигохетах, коловратках, инфузориях, личинках комаров и других гидробионтах, причем иногда могут развиваться в массовых количествах, придавая животному ярко-зеленую окраску и вызывая «цветение» воды.

В водоемах протококковые водоросли распространены чрезвычайно широко, но наиболее богато они представлены в прудах, в частности в рыбоводных прудах, отстойниках сахарных заводов, биологических прудах и картах полей фильтрации городских очистных сооружений. Самыми распространенными являются виды родов сценедесмус, анкистродесмус, ооцистис, педиаструм, кругигения, хлорелла, но «цветение» воды могут вызывать лишь некоторые виды. Почти все протококковые водоросли относятся к эвригалинным и эвритермным формам, стеногалинных и стенотермных видов среди них немного. С другой стороны, многие из протококковых являются типичными сфагнофилами. Известны также представители альпийско-арктической флоры, вызывающие образование «зеленого» и «красного» снега.

Физиологические особенности протококковых водорослей недостаточно изучены. Исключение составляют только виды родов Chlorella, отчасти Scenedesmus, Ankistrodesmus и Lagerheimia. На этих объектах, ставших классическими моделями растительной клетки, ученые разных стран изучали процесс фотосинтеза и минерального питания зеленых растений, обмен веществ и влияние на растительный организм различных ядов, пестицидов, радиоактивных изотопов и т. п. Велись также исследования по выяснению влияния различных химических, световых и температурных режимов на развитие кормовых протококковых водорослей для рыбного хозяйства и животноводства. Полученные данные используются в опытах по интенсификации процессов очистки воды от загрязнений биогенного происхождения и по массовому культивированию водорослей на сточной жидкости с целью производства белкового и витаминозного корма. Некоторые виды протококковых водорослей специально изучаются для использования в качестве регенераторов воздуха, воды и пищевой биомассы в условиях замкнутых биологических систем при дальних космических полетах.

По количеству видов в водоемах и интенсивности развития протококковые водоросли в целом уступают, и то не всегда, лишь диатомовым водорослям. Поэтому так велико их значение в общем круговороте веществ и как продуцентов кислорода в водоемах, а значит, велика и их роль в жизни человека и планеты в целом.

Объем протококковых водорослей как систематической группы и номенклатуру их систематических подразделений понимают по-разному. Некоторые систематики рассматривают их как порядок в пределах класса собственно зеленых водорослей (Chlorophyceae), именуя то протококковыми (Protococcales), то хлорококковыми (Chlorococcales); в группу то включают так называемые тетраспоровые (Tetrasporales), то не включают. Другие считают их подклассом или классом.

Мы рассматриваем протококковые водоросли как класс и сохраняем за ними латинское название Protococcophyceae. Кроме двух ранее известных порядков — *вакуольных* (Vacuolales) и *хлорококковых* (Chlorococcales), мы устанавливаем в пределах этого класса еще и третий порядок — *прототриховых* (Prototrichales), включая в него представителей, обладающих способностью образовывать примитивные, иногда лишь кратковременно существующие талломы в виде нитей или паренхиматозных пластинок, т. е. представителей с примитивными нитчатой, разнонитчатой и пластинчатой структурами тела. В то время как порядок Vacuolales является естественным переходом от класса Volvocophyceae к классу Protococcophyceae, порядок Prototrichales служит связующим звеном между Protococcophyceae и Ulotrichophyceae. Центральное место в пределах класса Protococcophyceae принадлежит порядку Chlorococcales.

Перейдем теперь к последовательному знакомству с главнейшими представителями указанных трех порядков.

ПОРЯДОК ВАКУОЛЬНЫЕ (VACUOLALES)

К этому порядку относятся наиболее примитивные представители класса, вегетативные клетки которых всегда неподвижны, но на всех стадиях развития сохраняют еще пульсирующие вакуоли (рис. 210). У некоторых из них сохраняются также глазок и редуцированные, ставшие неподвижными жгутики, называемые здесь псевдоцилиями (табл. 29, *9*). Размножение осуществляется главным образом зооспорами, реже гемизооспорами. У колониальных форм, кроме того, наблюдается деление клеток, за счет которого происходит разрастание таллома. Половой процесс в виде изогамии или гетерогамии известен у немногих видов.

По строению протопласта вегетативных клеток вакуольные очень близки к представителям семейства хламидомонадовых класса вольвоксовых. Сюда входят 8 семейств, объединяющих в своем составе около 30 родов, в том числе все водоросли, по другим системам составляющие порядок тетраспоровых (Tetrasporales), представители которого характеризуются пальмеллоидной структурой тела.

Рассмотрим более подробно один из видов рода *гипномонас* (Hypnomonas chlorococcoides, рис. 210, *1*). Знакомиться с этим объектом можно только на живом материале. Получить живую культуру гипномонаса очень легко. Для этого с поверхности почвы в саду, на огороде или просто во дворе берут небольшую почвенную пробу, измельчают ее, освобождают от мусора и высыпают в колбочку с питательным раствором или почвенной вытяжкой (см. очерк «Почвенные водоросли»). При содержании на северном окне комнаты через 3—5 дней в колбочке по урезу воды появится зеленый налет, особенно хорошо заметный на ее освещенной стороне. В большинстве случаев этот налет оказывается образованным клетками гипномонаса. Взяв пипеткой часть налета, готовят висячую каплю или заклеенный препарат. Протопласт крупной зеленой шаровидной клетки под микроскопом очень напоминает хламидомонаду (рис. 210, *1*). Здесь имеется такой же чашевидный хлоропласт с вырезкой вверху и крупным пиреноидом в утолщенном дне внизу. В вырезке хлоропласта располагается крупное ядро, с хорошо заметным ядрышком, а выше — две пульсирующие вакуоли. Однако, в отличие от хламидомонад, здесь нет жгутиков и даже носика, по бокам которого они обычно выходят из клетки. Клеточная оболочка здесь толстая, двухконтурная.

У громадного большинства вакуольных, как и у гипномонаса, две пульсирующие вакуоли, и находятся они в морфологически переднем конце клетки, в вырезке чашевидного хлоропласта. Реже пульсирующих вакуолей несколько и даже много, и тогда они располагаются по периферии протопласта, в вырезках центрального звездчатого хлоропласта (Radiosphaera sphaerica, рис. 210, *2*) или в прорезях постенного, рассеченного на отдельные лопасти хлоропласта (Characiochloris characioides, рис 210, *3*).

Большинство вакуольных — прикрепленные формы. Как правило, они встречаются редко, в виде одиночных клеток, поэтому не привлекают внимания и остаются слабо изученными. В качестве субстрата им обычно служат нитчатые водоросли и листья водных растений. Известны также виды, поселяющиеся исключительно на мелких ракообразных. Типичной, широко распространенной эпизойной формой

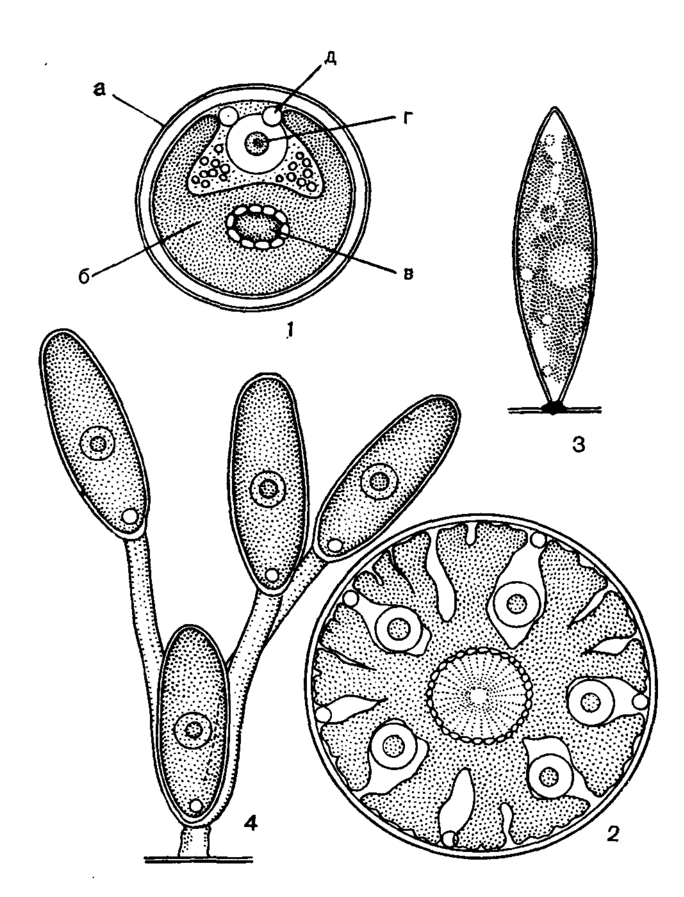


Рис. 210. Вакуольные:

1 — Hypnomonas chlorococcoides, клетка в оптическом разрезе: *а* — оболочка, *б* — хлоропласт, *в* — пиреноид, *г* — ядро с ядрышком, *д* — пульсирующие вакуоли; *2* — Radiosphaera sphaerica, клетка в оптическом разрезе; *3* — Characiochloris characioides; *4* — Chlorangiella pygmaea.

является, например, *хлорангиелла* (Chlorangiella pygmaea, рис. 210, *4*). Интересно, что клетки этой водоросли еще сохранили сильно укороченные, слегка подвижные рудименты жгутиков и глазок. Колонии ее, состоящие из клеток с длинными ножками, могут сплошь покрывать тела ракообразных, придавая им зеленую окраску и вызывая даже «цветение» воды. Такую картину можно наблюдать обычно ранней весной в сфагновых болотах, когда поверхность водоема по утрам покрыта еще тонким стекловидным ледком, сквозь который и просвечивает зеленоватая вода болота. Сняв осторожно с поверхности воды лед и процедив через планктонную сетку несколько литров воды, можно получить хороший живой материал хлорангиеллы. Часто поселяются на ракообразных и представители рода *хлорангиопсис* (например, Chlorangiopsis epizootica, табл. 29, *8*).

Примером крупных колониальных форм в порядке вакуольных может служить *глеофиллум* (Gloeophyllum fimbriatum). Его колонии имеют вид нежной тонкой морщинистой пластиночки до 4 *см* в поперечнике, прикрепленной к субстрату в виде раскрытого парашютика. Эта пластинка представляет собой два слоя слизи, внутри которой попарно или тетрадами (по четыре) лежат клетки, по строению протопласта напоминающие гипномонас. Делясь в одном или двух взаимно перпендикулярных направлениях, клетки размножаются и таллом разрастается. Из таких же клеток могут возникать зооспоры и гаметы. Эта водоросль — типичный представитель перифитона, обитатель чистых пресных вод. Она живет в прибрежной зоне рек, стариц, канав, прикрепляясь обычно к отмершим, погруженным в воду листьям рогоза.

Весьма интересно строение микроскопических колоний *апиоцистиса* (Apiocystis brauniana, табл. 29, *9*), лишь иногда достигающих высоты до 1,5 *мм*. Они имеют вид слизистых мешков грушевидной формы, прикрепляющихся к различным растениям или мертвому субстрату. Внутри этих мешков за толстым слоем слизи располагаются многочисленные шаровидные клетки, от каждой из которых, выступая далеко наружу, отходят две неподвижные псевдоцилии, покрытые толстыми слизистыми чехлами.

ПОРЯДОК ХЛОРОКОККОВЫЕ (CHLOROCOCCALES)

К этому порядку относится огромное большинство представителей класса протококковых водорослей. Их обычно называют собственно протококковыми водорослями. Они характеризуются наиболее полно выраженной коккоидной структурой тела, т. е. плотными оболочками и постоянным отсутствием у вегетативных клеток пульсирующих вакуолей. Нет у них ни глазка, ни псевдоцилий, не наблюдается и тенденции к образованию многоклеточного талломa. Преимущественно это одноклеточные формы, хотя здесь хорошо представлены колонии и особенно ценобии, отличающиеся столь большим разнообразием сложения, какого нет ни в одном другом отделе водорослей. Они могут быть двухклеточными, четырехклеточными и восьмиклеточными, а иногда состоят и из большего числа, вплоть до множества клеток одной и той же генерации (рис. 213,*5*). Нередко ценобии образуют здесь сложные так называемые синценобии, форма которых у хлорококковых также весьма разнообразна (рис. 214). В синценобиях клетки обычно остаются соединенными слизью или остатками оболочек старых материнских клеток.

Форма клеток в пределах порядка хлорококковых чрезвычайно разнообразна, причем особенно большого разнообразия достигают здесь выросты оболочки (рис. 212). Клетки обычно одноядерные, реже ядер в клетке несколько или множество.

Размножаются хлорококковые почти исключительно бесполым путем — зооспорами и автоспорами, реже могут возникать гемизооспоры. Половое размножение известно у немногих представителей.

Хлорококковые наиболее широко представлены в фитопланктоне, в большинстве это типичные пассивные планктеры. Многие из них встречаются часто; развиваясь в большом количестве, они могут вызывать «цветение» воды (главным образом виды родов Ankistrodesmus, Scenedesmus, Chlorella, Dictyosphaerium, Oocystis, Coelastum и Pediastrum, рис. 211, 213). Распространены они повсюду, в водоемах всех типов, хотя и предпочитают стоячие загрязненные воды.

В систематическом отношении порядок хлорококковых подразделяют на значительное (свыше двух десятков) число семейств и подсемейств. Мы познакомимся лишь с некоторыми представителями главнейших семейств.

Хлорелла (Chlorella, рис. 211, *5—7*) широко распространена и хорошо известна. Ее вегетативные клетки устроены очень просто. Это зеленые шарики, обычно не превышающие в диаметре 15 *мкм*, протопласт которых имеет один чашевидный, вернее, колоколообразный хлоропласт с одним пиреноидом в утолщенной части. Ядро одно, но в живой клетке без специальной обработки оно невидимо. Покрыт протопласт хорошо выраженной двухконтурной оболочкой. Размножается хлорелла исключительно автоспорами, возникающими обычно по 4—8 в одной клетке. Хлорелла нетребовательна к условиям обитания и способна весьма интенсивно размножаться, поэтому очень широко распространена и встречается почти повсеместно. В водоемах — это типичный планктер, но встречается она и в бентосе, перифитоне и нейстоне, а также на наземных субстратах и в почве. Она входит в состав лишайников, вступает в симбиоз с разными гидробионтами, образуя так называемые зоохлореллы. Клетка хлореллы оказалась удобным объектом для разносторонних исследований. По количеству посвященных ей работ, в том числе и научно-популярных, хлорелле принадлежит первое место среди всех водорослей нашей планеты. Она стала основным объектом массового культивирования водорослей для практического использования в самых различных направлениях.

В таких же местообитаниях, как и хлорелла, но особенно часто в почве встречаются виды рода *хлорококкум* (Chlorococcum, рис. 211, *1—4*). Клетки их на первый взгляд кажутся похожими на клетки хлореллы, но на самом деле хорошо от них отличаются. По размерам они крупнее хлореллы и имеют глубокочашевидный, лишь с небольшой вырезкой толстостенный хлоропласт с одним пиреноидом. Самое существенное их отличие от хлореллы — размножение только зооспорами.

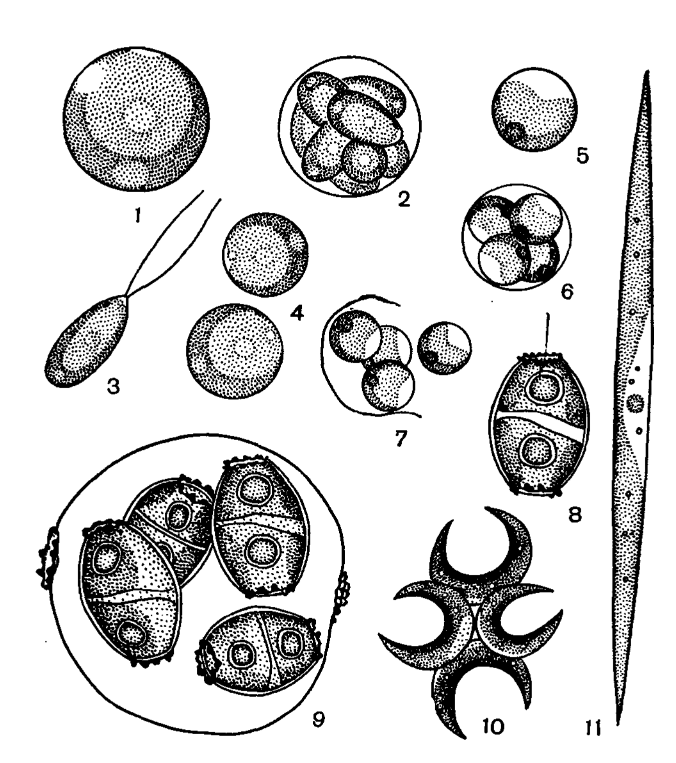


Рис. 211. Хлорококковые, одноклеточные формы с гладкой оболочкой:

1—4 — Chlorococcum sp. (*1* — взрослая клетка, *2* — образование зооспор, *3* — зооспора, *4* — молодые клетки, образовавшиеся из зооспор); *5—7* — Chlorella sp. (*5* — взрослая клетка, *6* — образование автоспор, *7* — выход автоспор из материнской клетки); *8—9* — Oocystis pseudocoronata, отдельная клетка и образование автоспор; *10* — Selenastrum bibraianum; *11* — Ankistrodesmus acicularis.

Хлорококк является типичным представителем особого семейства *хлорококковых* (Chlorococcaceae), куда входит еще шиповатая *трейбария* (Treubaria, рис. 212, *1*) и некоторые другие; хлорелла относится к семейству *ооцистовых* (Oocystaceae), объединяющему свыше 20 родов, среди которых имеются формы не только с гладкой оболочкой, как, например, род *ооцистис* (Oocystis, рис. 211, *8*,*9*), но и различные шиповатые формы, например роды *лагерхеймия* (Lagerheimia, рис. 212, *2*), *диакантос* (Diacanthos, рис. 212, *3*), *тетраедрон* (Tetraëdron, рис. 212, *4*) и ряд других интересных родов.

Из семейства *анкистродесмовых* (Ankistrodesmaceae), представители которого характеризуются узкими заостренными клетками, заслуживает внимания род *анкистродесмус* (Ankistrodesmus, рис. 211, *11*). Виды этого рода очень быстро размножаются автоспорами. Наряду с хлореллой они повышают продуктивность рыбоводных прудов и интенсифицируют очистку сточных вод в биологических прудах и кар-

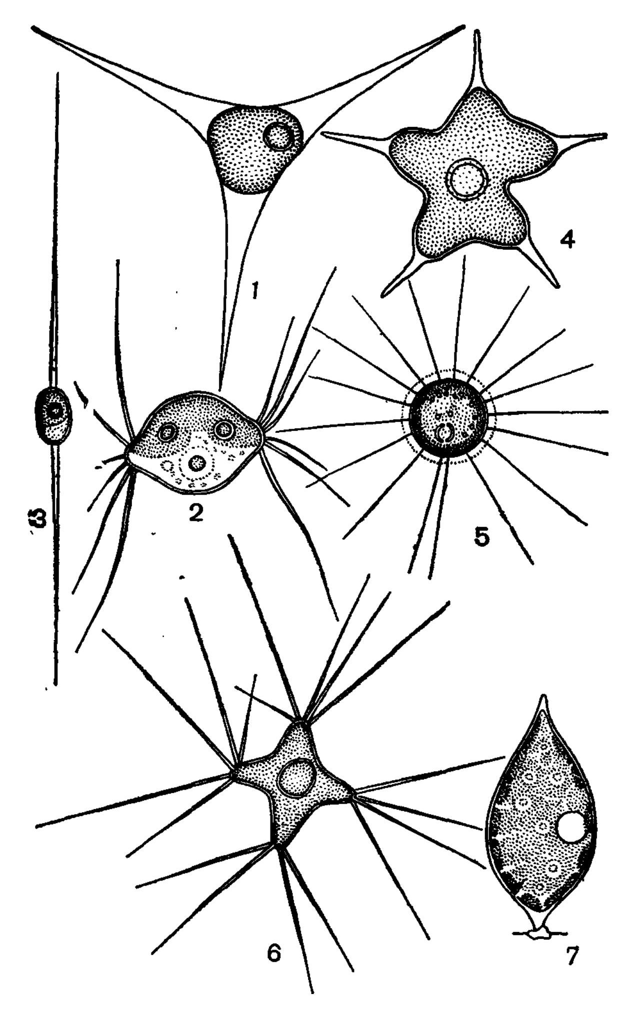


Рис. 212. Хлорококковые, одноклеточные формы с шипами и выростами на оболочке:

1 — Treubaria triappendiculata; *2* — Lagerheimia citriformis; *3* — Diacanthos belenophorus; *4* — Tetraëdron caudatum; *5* — Golenkinia radiata; *6* — Polyedriopsys spinulosa; *7* — Characium acuminatum.

тах полей фильтрации городских очистных сооружений.

К этому семейству относится также род *селенаструм* (Selenastrum, рис. 211, *10*), представители которого отличаются сильноизогнутыми клетками, похожими на молодой месяц, и другие интересные роды.

К семейству *харациевых* (Characiaceae) относятся водоросли с одиночными, прикрепленными к субстрату клетками. Здесь весьма типичны роды *харациум* (Characium, рис. 212, *7*) и *коршиковиелла* (Korschikoviella, табл. 29, *10*). Особенно интересны эпизойные виды этих родов, клетки которых способны прикрепляться к телу планктонных ракообразных настолько прочно, что им не опасно быстрое движение животных в толще воды. Возникающие у них зооспоры, несмотря на движение, успевают прикрепиться к хозяину (рачку), прорасти и вскоре превратиться в зооспорангий, чтобы снова дать очередную партию зооспор.

Все эти водоросли имеют клетки либо с гладкими оболочками, либо с немногочисленными выростами. Однако среди хлорококковых очень много видов, отличающихся богатым и разнообразным «оперением» из тонких шипов и щетинок, усеивающих оболочку клеток. Очевидно, такое «оперение» помогает им легко парить в толще воды. Таково, например, семейство *микрактиниевых* (Micractiniaceae), включающее как одноклеточные, так и ценобиальные формы. Примером первых могут служить роды *голенкиния* (Golenkinia, рис. 212, *5*) и *полиэдриопсис* (Polyedriopsis, рис. 212, *6*), примером вторых — род *микрактиниум* (Micractinium, рис. 214, *2*). Клетки видов этого рода обычно соединены в очень сложные крупные красивые синценобии, а так как оболочка каждой клетки несет по нескольку щетинок, то эти синценобии имеют весьма своеобразный вид. Наиболее изученным и широко распространенным видом этого рода является *микрактиниум маленький* (Micractinium pusillum, рис. 214, *2*). В отстойниках на сахарных заводах ранней весной, после сезона сахароварения, отстаиваются сточные, так называемые жомовокислые воды. В это время года они приобретают зеленый оттенок, «цветут». В отобранной здесь пробе фитопланктона под микроскопом можно увидеть множество ярко-зеленых синценобиев, от клеток которых во все стороны в виде длинных лучей направлены прозрачные, утончающиеся к концу щетинки. Микрактиниум размножается автоспорами, возникающими по 4—8 в каждой клетке и сразу слагающимися в синценобий. Неделей-двумя позже в пробе планктона из того же водоема и с поверхности ила можно найти шаровидные шиповатые ооспоры, возникшие в результате оогамного полового процесса.

Очень широко распространены в самых различных водоемах виды семейства *сценедесмовых* (Scenedesmaceae), представляющие собой ценобиальные формы своеобразного строения, размножающиеся только автоспорами. Особенно многочисленны виды рода *сценедесмус* (Scenedesmus, рис. 213, *2*), образующие преимущественно четырехклеточные ценобии с редкими шипами на оболочке (у некоторых видов шипы отсутствуют). Сценедесмус наряду с хлореллой стал объектом массовых культур, выращиваемых в практических целях. Близки к нему, но обладают иной формой клеток и ценобиев роды *тетраструм* (Tetrastrum, рис. 213, *1*) и *актинаструм* (Actinastrum, рис. 213, *3*). Сложные ценобии (синценобии), состоящие из клеток

двух и более генераций, образуют представители рода *круцигения* (Crucigenia, рис. 214, *3*). В каждой клетке таких ценобиев образуются по 4 автоспоры, которые тут же срастаются друг с другом характерным для вида образом и выходят из материнской оболочки в виде готового ценобия.

Подобным же образом, но только с помощью зооспор, а не автоспор происходит образование ценобиев в семействе *гидродикциевых* (Hydrodictyaceae). По этому признаку здесь объединены такие на первый взгляд резко контрастные водоросли, как микроскопический *педиаструм* (Pediastrum, рис. 213, *4*), плоские красивые ценобии которого обычны в пресноводном планктоне, и гигант среди протококковых водорослей *гидродикцион* (Hydrodictyon, рис. 213, *5*). Последняя водоросль обычна в тихих заводях рек, прудах, ямах. Она издавна получила русское название «водяная сеточка». Ценобии ее имеют вид сетчатого мешка, размеры которого достигают 1 *м*. Каждая стенка петли — это отдельная клетка длиной 1,5 *см*, образовавшаяся из одной зооспоры. Зооспоры могут возникнуть в любой клетке ценобия. У водяной сеточки их образуется несколько тысяч в одной материнской клетке, внутри которой они слагаются в новый дочерний ценобий.

Ценобии у большинства протококковых водорослей образуются путем смыкания или срастания клеток друг с другом, реже клетки объединяются остатками материнских оболочек, обычно расплывающимися в слизь. Примером таких слизистых ценобиев может служить род *диктиосфериум* (Dictyosphaerium, рис. 214, *1*), выделенный вместе с немногими другими родами в особое семейство *диктиосфериевых* (Dictyosphaeriaceae).

Некоторые виды диктиосфериума распространены очень широко.

Из краткой характеристики порядка хлорококковых видно, что это большая и разнообразная группа. Общим признаком для всех ее представителей является наличие коккоидной или пальмеллоидной структуры тела. Но нет правил без исключения. Таким исключением среди хлорококковых является род *протосифон* (Protosiphon), содержащий только один вид (P. botryoides, табл. 29, *11*) и образующий самостоятельное семейство (Protosiphonaceae). Этот вид обладает сифональной структурой тела и *многоядерным протопластом*. Подобные ему древние его предки, по-видимому, дали начало современной ветви сифоновых водорослей. Таллом протосифона состоит из надземной зеленой шаровидной и подземной бесцветной ризоидальной частей. Обитает этот вид на поверхности почвы, посылая в глубь субстрата длинный узкий ризоид.

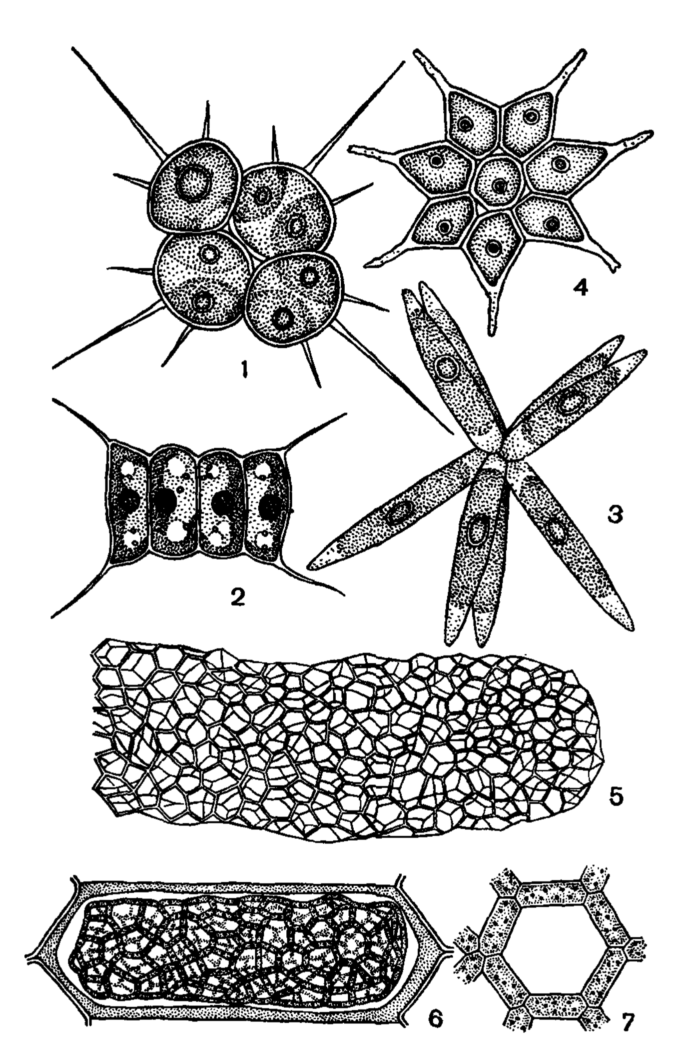


Рис. 213. Хлорококковые, простые ценобиальные формы: *1* — Tetrastrum triacanthum; *2* — Scenedesmus quadricauda; *3* — Actinastrum hantzschii; *4* — Pediastrum simplex; *5—7* — *Hydrodictyon reticulatum* (*5 — часть ценобия при малом увеличении, 6* — молодой ценобий внутри материнской клетки, *7* — часть молодого ценобия при большем увеличении).

ПОРЯДОК ПРОТОТРИХОВЫЕ (PROTOTRICHALES)

К этому порядку относятся те представители протококковых водорослей, которые способны образовывать примитивные, иногда лишь кратковременно существующие талломы в виде коротких нитей или небольших паренхиматозных пластинок. Благодаря делению клеток в одном или в двух взаимно перпендикулярных направлениях здесь впервые возникает многоклеточный таллом, впервые появляются нитчатая, разнонитчатая и пластинчатая структуры тела. Они здесь еще весьма примитивны, имеют зачаточный, порой временный характер, но это то новое в развитии зеленых водорослей, что породила группа протококковых. Очевидно, в эволюционном отношении

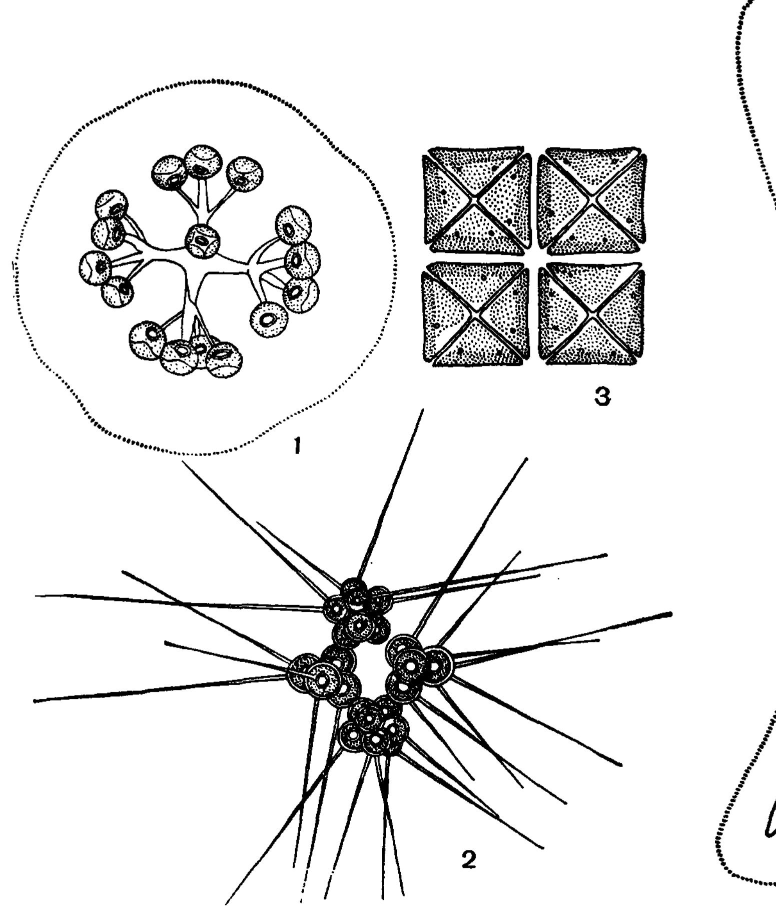


Рис. 214. Хлорококковые, сложные ценобиальные формы:

1 — Dictyosphaerium pulchellum; *2* — Micractinium pusillum *3* — Crucigenia tetrapedia.

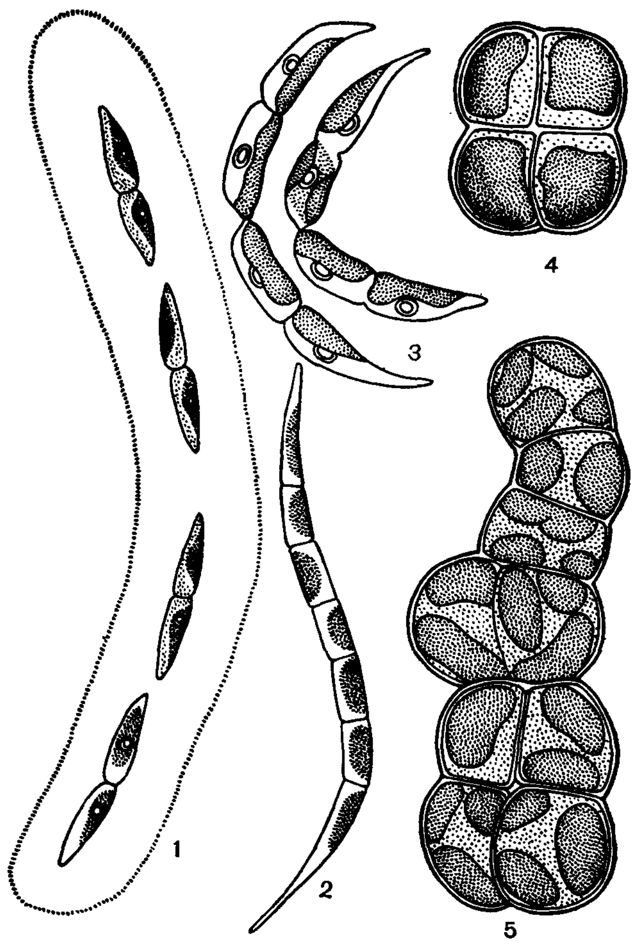


Рис. 215. Прототриховые:

1 — Elakatothrix gelatinosa; *2* — Raphidonema sempervirens; *3* — R. nivale; *4,5* — Protococcus viridis.

порядок прототриховых служит естественным переходом от одноклеточных и колониальных зеленых водорослей к нитчатым, составляющим класс улотриксовых. Рассмотрим несколько представителей этой интересной группы.

Виды своеобразного рода *элакатотрикс* (Elakatothrix) нередко попадаются в пробах пресноводного фитопланктона. Особенно отчетливо нитчатое строение проявляется у *элакатотрикса студенистого* (E. gelatinosa, рис. 215, *1*). Он имеет вид слизистого тяжа, внутри которого попарно в один ряд расположены клетки. Последние, дорастая до предельных размеров, снова делятся поперек, за счет чего удлиняется таллом, сохраняющий характер примитивной нити.

Нитчатое строение таллома более типично выражено у видов рода *рафидонема* (Raphidonema), например у встречающейся в пресноводных водоемах *рафидонемы вечнозеленой* (R. sempervirens, рис. 215, *2*) или у вызывающей зеленое «цветение» снега в горах *рафидонемы снежной* (R. nivale, рис. 215, *3*).

Наконец, у повсеместно распространенной водоросли *протококкуса зеленого* (Protococcus viridis, рис. 215, *5*), образующего вместе с другими видами зеленый налет на коре и пнях деревьев, хорошо выражена способность клеток делиться в двух взаимно перпендикулярных направлениях. Благодаря этому он может образовывать паренхиматозные многоклеточные пластиночки или разнонитчатые талломы. Систематическое положение этого вида рассматривается по-разному, и некоторые альгологи относят его (под названием Pleurococcus vulgaris) к улотриксовым водорослям. Мы же считаем эту водоросль вершиной того усложнения организации, которое было достигнуто именно в пределах протококковых как самостоятельного класса.

Таким образом, в теоретическом отношении протококковые водоросли особенно интересны тем, что они представляют собой узловой этап эволюции: в пределах этого класса закладывались и формировались качественно новые структуры морфологической дифференциации тела водорослей, такие, как примитивно сифоновые, нитчатые, разнонитчатые и пластинчатые, давшие начало современным самостоятельным классам. В практическом отношении класс протококковых тоже важен: в его пределах имеются представители с высокими показателями кормности и фотосинтетической деятельности, используемые человеком в народном хозяйстве.

КЛАСС УЛОТРИКСОВЫЕ (ULOTHRICHOPHYCEAE)

Класс улотриксовых объединяет очень большое количество крайне разнообразных зеленых водорослей, общим признаком которых является нитчатое или пластинчатое строение слоевища, состоящего у подавляющего большинства видов из нескольких или многих одноядерных клеток (исключение — многоядерная *сфероплея*). Однако форма слоевища здесь может быть очень разнообразной. В простейшем случае это нить, образованная одним рядом клеток. Именно такая форма служит основой и начальной стадией всех последующих более сложных форм. Нити у одних видов свободноживущие; у других — прикрепленные, и тогда дифференцированные на основание и вершину. Они могут быть ветвящимися и неветвящимися, равномерно цилиндрическими и сужающимися к вершине, распростертыми по субстрату и прямостоящими, иногда и теми и другими в пределах одного слоевища (разнонитчатое, или гетеротрихальное, строение), одиночно растущими, образующими скопления или дерновины и соединенными в слизистые колонии. Пластинчатые формы бывают однослойными и двухслойными или местами многослойными, распростертыми по субстрату и прикрепленными только в одном месте, плоскопластинчатыми и мешковидными. Размеры их также разнообразны — от микроскопических нитей, шириной в несколько микрометров до пластинчатых макрофитов с площадью пластин в сотни квадратных сантиметров. В их клетках находится по одному, реже по нескольку хлоропластов. Хлоропласты различной формы, преимущественно пластинчатые, пристенные, реже осевые. Половое размножение улотриксовых в основе однотипно, но строение гаметангиев весьма разнообразно.

Все это многообразие заставляет делить улотриксовые водоросли на несколько порядков, представляющих частично обособленные, частично взаимосвязанные между собой линии эволюционного развития нитчатых форм зеленых водорослей. В нашем обзоре мы делим класс улотриксовых на 7 порядков: улотриксовые (Ulothrichales), ульвовые (Ulvales), хетофоровые (Chaetophorales), эдогониевые (Oedogoniales), сфероплеевые (Sphaeropleales), цилиндрокапсовые (Cylindrocapsales) и схизогониевые (Schizogoniales).

ПОРЯДОК УЛОТРИКСОВЫЕ (ULOTHRICHALES)

Слоевище улотриксовых построено по типу однорядной неразветвленной нити. Оно слагается клетками, подобными друг другу по строению и функции (табл. 30, *2*). Потенциально все клетки способны делиться и участвовать в росте растения, точно так же все клетки могут образовывать споры и гаметы. Отличается от остальных лишь клетка в основании нити: с ее помощью осуществляется прикрепление слоевища к субстрату (у прикрепленных форм). Клетки улотриксовых обладают значительной автономностью. С этим свойством связана способность к регенерации и вегетативному размножению — отдельные клетки или участки нитей легко отрываются от нитей и переходят к самостоятельному росту.

Порядок включает более 16 родов. Несмотря на то что все их представители построены как простая однорядная нить, в их организации можно обнаружить важные различия, на основании которых весь порядок делят на три группы. У водорослей первой группы нить представляет собой ряд клеток, рыхлорасположенных в толстом слизистом чехле. Таковы, например, водоросли рода *геминелла* (Geminella, рис. 216, *1*). Интересно, что все улотриксовые с подобным строением — планктонные организмы.

Ко второй группе относятся те нитчатые водоросли, которые вегетируют как одиночные клетки или как короткие цепочки из 2—4 клеток, очень неплотно соединенных друг с другом. Нити у них образуются редко и на короткое время. Примером подобного строения может служить род *стихококкус* (Stichococcus, рис. 216, *2*). Водоросли, входящие в эту группу, ведут наземный образ жизни.

Центральной группой порядка является третья группа, включающая водоросли, построенные как типичная многоклеточная нить, в которой клетки плотно соединены друг с другом без помощи слизистого футляра. Водоросли, относящиеся к этой группе, в подавляющем большинстве прикрепленные организмы, по крайней мере в молодом состоянии. Их нити — более постоянные образования, они уже не так легко распадаются, и в них можно различить

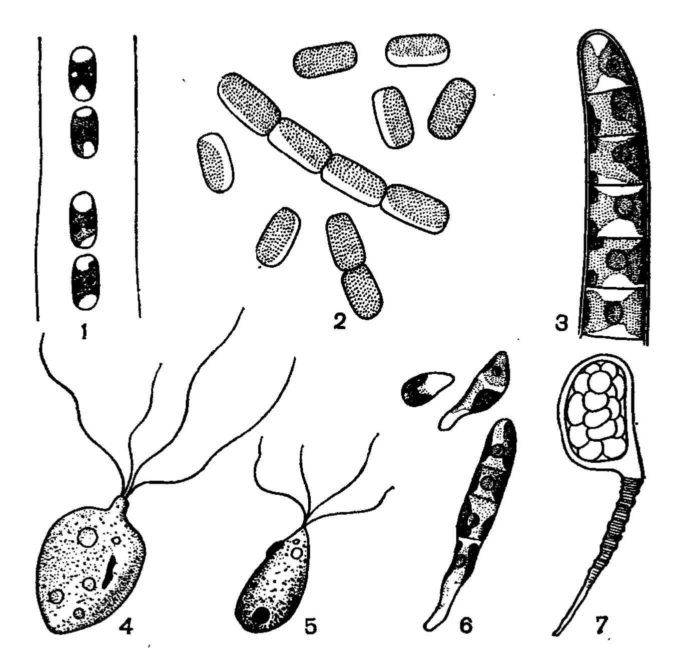


Рис. 216. Строение улотриксовых:

1 — часть нити Geminella interrupta; *2* — Stichococcus bacillaris; *3* — часть нити Ulothrix subflaccida; *4* — макровооспора Ulothrix zonata; *5* — микрозооспора того же вида; *6* — прорастание зооспор Ulothrix; *7* — одноклеточный спорофит Ulothrix с зооспорами.

базальную и верхушечную части. Сюда относится несколько родов, в том числе и центральный род порядка — *улотрикс* (Ulothrix).

Виды улотрикса (в настоящее время их известно более 25) обитают преимущественно в пресных водоемах и лишь очень немногие заходят в солоноватые и морские воды. Эти водоросли могут поселяться и на влажных поверхностях, периодически смачиваемых брызгами прибоя или водопадов.

Один из самых широко распространенных и хорошо изученных видов — *улотрикс опоясанный* (Ulothrix zonata).

Слоевище улотрикса состоит из неразветвленных нитей неопределенной длины, которые в начале роста прикрепляются к субстрату базальной клеткой. Клетки нитей цилиндрические или слегка бочонковидные, часто короткие. Клеточные оболочки обычно тонкие, но нередко они утолщаются и могут становиться слоистыми. Клетки улотрикса, так же как клетки всех водорослей этого порядка, содержат единственный пристенный хлоропласт с одним или несколькими пиреноидами и одно ядро, расположенное по продольной оси клетки. Хлоропласт имеет форму пояска, который опоясывает весь протопласт или только часть его (рис. 216, *3*).

Вегетативное размножение улотрикса осуществляется фрагментацией: нити распадаются на короткие сегменты и каждый сегмент развивается в новую нить. Однако этим способом улотрикс размножается не так часто, как другие водоросли порядка, имеющие рыхлое строение нитей.

Для бесполого размножения служат зооспоры, которые образуются во всех клетках нитей, кроме базальной. Развитие зооспор, так же как и гамет, начинается на вершине нити и постепенно захватывает нижележащие клетки.

Зооспоры — яйцевидные клетки с четырьмя жгутиками на переднем конце. Они содержат стигму, несколько сократительных вакуолей и пристенный хлоропласт. У улотрикса опоясанного имеются два типа зооспор — макрозооспоры и микрозооспоры. Крупные макрозооспоры обладают широкояйцевидной формой, часто с заостренным задним концом, и стигмой, расположенной на переднем конце (рис. 216, *4*). Микрозооспоры отличаются более мелкими размерами, округлым задним концом и расположением стигмы в середине споры (рис. 216, *5*). Природа микрозооспор остается пока не совсем ясной. По-видимому, они представляют собой переходный тип между макрозооспорами и гаметами.

Выходят зооспоры через отверстия в боковой стенке клетки. Они заключены в общую слизистую оболочку, которая через несколько секунд после выхода разрывается. Через короткое время зооспоры оседают передним концом на субстрат, покрываются тонкой целлюлозной оболочкой и прорастают. Прорастая, зооспора вытягивается вертикально и дифференцируется на две части. Нижняя часть, лишенная хлоропласта, развивается в клетку прикрепления; верхняя — делится с образованием вегетативных клеток (рис. 216, *6*). У улотрикса опоясанного, однако, зооспоры оседают задним концом и начинают расти вбок, а не вертикально.

Довольно часто зооспоры не покидают спорангий, а выделяют тонкую оболочку и превращаются в апланоспоры. Последние освобождаются в результате разрушения нити, но иногда они могут начать прорастать, находясь в спорангии.

При половом размножении в нитях точно таким же способом, как зооспоры, образуются гаметы. Как правило, они развиваются в тех же нитях, что и зооспоры, или в подобных им. Чаще всего переход к половому размножению связан с концом активного роста и наступлением неблагоприятных условий. В отличие от зооспор, гаметы несут два жгутика. Половой процесс изогамный. Слияние происходит между гаметами одной и той же или разных нитей. Зигота остается подвижной в течение короткого времени, затем оседает, теряет жгутики, одевается толстой оболочкой и превращается в одноклеточный спорофит. Он впадает в период

покоя, в течение которого происходит накопление запасных веществ. Форма спорофита разнообразна, обычно он сферический с гладкой оболочкой, у некоторых морских видов становится яйцевидным и сидит на слизистой ножке (рис. 216, *7*).

После короткого или длительного периода покоя зигота начинает прорастать. Первое деление ядра в ней редукционное. Протопласт зиготы делится на 4—16 частей, каждая из которых развивается в зооспору или апланоспору. Таким образом, для пресноводных видов улотрикса характерна гетероморфная смена половой и бесполой форм развития: нитчатый многоклеточный гаметофит сменяется одноклеточным спорофитом. У морских видов, например у *улотрикса повислого* (U. flacca), зигота теряет свое значение покоящейся стадии и может прорастать непосредственно в нить, на которой образуются зооспоры; цикл развития таким образом становится изоморфным.

Близкое к улотриксовым положение занимает водоросль *микроспора* (Microspora). Около 20 видов микроспоры широко распространены в пресных водах земного шара. Неразветвленные нити этой водоросли состоят из цилиндрических клеток с тонкой или утолщенной оболочкой (рис. 217, *1*). Интересной особенностью микроспоры является строение ее клеточных стенок. Они состоят из двух половинок — верхней и нижней (рис. 217, *2*), которые удерживаются вместе тонким целлюлозным слоем. Если нить специально обработать, оболочки распадаются на участки, имеющие форму буквы «н». Каждый такой участок состоит из поперечной перегородки и половинок боковых стенок двух соседних клеток (рис. 217, *3*). Пристенный хлоропласт микроспоры, в отличие от хлоропласта улотрикса, выстилает все стенки клетки и часто имеет вид сетчатой пластинки (рис. 217, *1*); у некоторых видов он состоит из узких лент, соединенных между собой. Пиреноиды отсутствуют.

Размножается микроспора бесполым способом двух- или четырехжгутиковыми зооспорами или апланоспорами. Половое размножение пока неизвестно.

Систематическое положение микроспоры неясно. Особенности строения оболочек и хлоропласта заставляют одних ученых рассматривать этот род как самостоятельный порядок; другие отводят ему место семейства в порядке Ulothrichales; наконец, третьи считают, что это всего лишь род в семействе улотриксовых.

Вообще зеленые нитчатки изучены еще недостаточно, и, для того чтобы ответить на вопрос, насколько естественна их современная система, потребуются новые исследования. Порядок же улотриксовых заслуживает особого внимания как важная в эволюционном отношении группа, давшая начало многим многоклеточным зеленым водорослям.

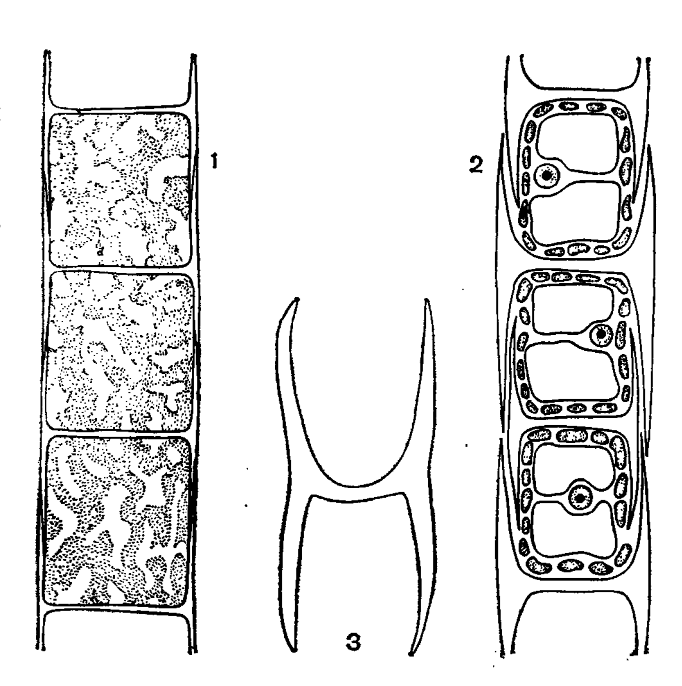


Рис. 217. Строение микроспоры (Microspora):

1 — клетки нити с поверхности; *2* — часть нити на продольном срезе; *3* — Н-образный участок оболочки.

ПОРЯДОК УЛЬВОВЫЕ (ULVALES)

Ульвовые — макроскопические водоросли, имеющие, в отличие от нитчатых улотриксовых, паренхимное строение. Возникновение у клетки способности делиться в двух и более плоскостях привело к образованию пластинчатой, мешковидной и трубчатой структуры весьма разнообразной формы (табл. 31, *2*, *6*, *7*). Так же как у улотриксовых, слоевище ульвовых еще слабо дифференцировано. Заметно отличаются от остальных лишь крупные клетки в основании растения, снабженные ризоидными отростками, с помощью которых осуществляется прикрепление растений. Так же как у улотрикса, клетки ульвовых содержат единственный пристенный хлоропласт с одним или несколькими пиреноидами и одно ядро, расположенное по продольной оси клетки.

Наиболее распространенный способ вегетативного размножения — прорастание клеток подошвы с образованием дополнительных растений. Для бесполого размножения служат четырехжгутиковые зооспоры или, реже, апланоспоры. Гаметы более мелкие, двужгутиковые. Половой процесс изогамный или анизогамный. Специальные органы размножения отсутствуют. Гаметы и споры образуются в обычных вегетатив-

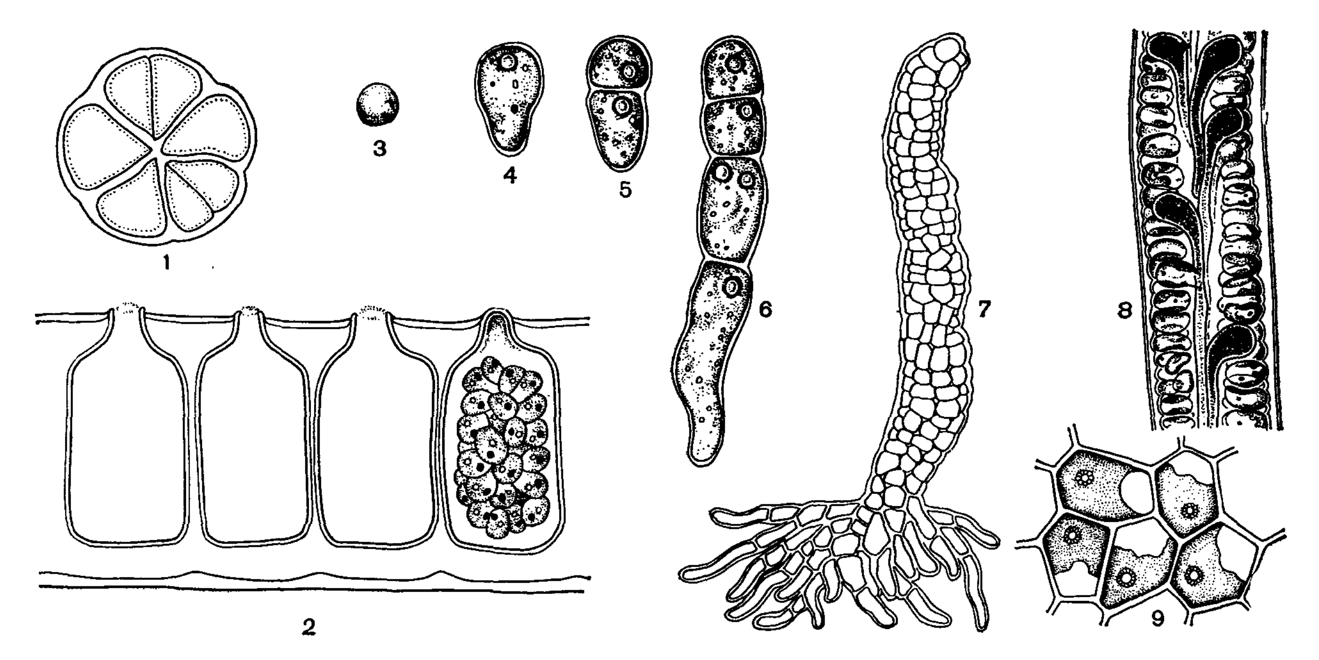


Рис. 218. Строение ульвовых:

1—7 — Enteromorpha (*1* — поперечный срез через молодое слоевище; *2* — часть поперечного среза с зрелыми спорангиями; *3—7* — последовательные стадии прорастания зооспор); *8—9* — Ulva (*8* — поперечный срез слоевища в ризоидной части, *9* — вид клеток с поверхности слоевища).

ных клетках, которые до момента плодоношения ничем не отличаются от остальных. В каждой клетке образуется 16—64 гаметы и 4—16 зооспор. Зооспоры и зиготы способны, попадая в неблагоприятные условия, сохранять жизнеспособность в течение долгого времени, но в обычных условиях они вскоре прорастают.

По сравнению с улотриксовыми ульвовые характеризуются более полным обособлением гаметофита и спорофита и приобретением изоморфной смены половой и бесполой форм развития. Только у наименее специализированных форм порядка сохраняется одноклеточный спорофит, который сменяется многоклеточным гаметофитом.

Ульвовые, за очень редким исключением, обитают в морских водоемах. Но вряд ли их можно назвать истинно морскими организмами. Подавляющее большинство ульвовых — солоноватоводные или эвригалинные формы. Очень многие ульвовые ограничены в своем распространении лиманами, эстуариями (приустьевыми участками рек), заболоченными морскими побережьями. Ульвовые часто проявляют повышенные требования к содержанию в воде органических веществ и лучше других морских водорослей выносят загрязнение. Они растут преимущественно в бухтах, причем в бухтах с населенными пунктами по побережью или в их участках, где имеются ручьи или реки. Все представители порядка распространены на мелководье и только в редких случаях достигают глубины 20—30 *м*.

Ульвовые можно встретить в морях всех климатических зон от Арктики до тропиков. Однако подавляющее большинство представителей порядка обитает в морях умеренных широт. Здесь их численность особенно высока.

До недавнего времени ульвовые считались довольно однородной группой. Однако при более внимательном изучении оказалось, что структура порядка гораздо сложнее. Сейчас в нем выделено 4 семейства. Центральным и наиболее обширным является семейство *ульвовых* (Ulvaceae). Эти водоросли ведут свое происхождение непосредственно от улотриксовых предков, они развивались в направлении образования разветвленно-трубчатой и пластинчатой форм слоевища, а также приобретения и закрепления изоморфной смены форм развития.

Первый этап усложнения организации выразился в превращении однорядной нити в двухрядную. Такое строение свойственно наиболее примитивному представителю семейства — *перкурсарии* (Percursaria). Длинные перепутанные нити этой водоросли можно встретить в опресненных участках моря — в лагунах, лиманах, эстуариях.

Дальнейшее усложнение строения привело к образованию трубчатой структуры, которая характерна для рода энтероморфа (Enteromorpha, табл. 31, *2*). Трубчатое слоевище эн-

тероморфы может иметь самую разнообразную форму. Здесь и очень узкие, густо разветвленные растения, которые невооруженным глазом не всегда отличишь от кладофоры, и более широкие, редко разветвленные, и, наконец, совсем неразветвленные, кишкообразные или пластинчатые, весьма похожие на ульву. Образование разветвленно-трубчатой формы слоевища, создавшей наиболее благоприятные условия для обмена веществ, позволило роду энтероморфа достичь большого видового разнообразия и более широкого распространения по сравнению с другими родами порядка. Большинство видов энтероморфы обитает в морях, но есть среди них и небольшая группа пресноводных видов.

Род характеризуется изоморфной сменой форм развития и отличить половые растения от бесполых по внешнему виду невозможно. Зрелые гаметы и зооспоры выходят в окружающую среду через одно округлое отверстие — пору, образующуюся на вершине сосочкообразного изгиба во внешней стенке клетки (рис. 218, *2*). При прорастании зооспор и зигот энтероморфа, как и все водоросли семейства ульвовых, проходит стадию однорядной нити (рис. 218, *3—7*). Клетка, от которой начинается развитие, делится на две — апикальную и базальную. В результате поперечных делений первой образуется вертикальная нить, вторая превращается в первичный ризоид. Позднее нить преобразуется в трубчатое слоевище. При изменении условий среды первые деления могут вести к образованию стелющихся нитей, расположенных в форме диска, из клеток которого уже позднее вырастает одна или несколько вертикальных однорядных нитей.

Из других водорослей семейства заслуживает упоминания род *ульва* (Ulva, табл. 31, *6*). Виды ульвы хорошо известны под названием «морской салат», так как население многих приморских стран употребляет их в пищу. На мелководье наших теплых морей, таких, как Черное и Японское, ульва — одна из массовых водорослей. Узнать ее нетрудно по широкому пластинчатому слоевищу ярко-зеленого цвета. Двухслойное пластинчатое слоевище — главный признак этого рода, отличающий его от других водорослей семейства (рис. 218, *8*). В остальном строением, размножением и развитием ульва напоминает энтероморфу. По-видимому, пластинчатая структура сформировалась позднее трубчатой и на ее основе. Так же как у энтероморфы, на начальных стадиях развития ульвы образуется однорядная нить, которая переходит в трубчатую стадию. Затем стенки трубки смыкаются, и дальше она растет как двухслойная пластина.

Ульву можно встретить в морях всех климатических зон, и все-таки это тепловодная водоросль, поскольку предпочитает она теплые моря. Здесь род представлен наибольшим количеством видов, отличающихся разнообразным внешним строением. Кроме простых пластинчатых видов, характерных для наших морей, здесь растут формы со сложно рассеченной и разветвленной пластиной.

Род *монострома* (Monostroma) — важнейший представитель семейства *моностромовых* (Monostromataceae). Общее число видов этого рода невелико. В прибрежной полосе наших умеренных и холодных морей, особенно в зоне прилива и отлива, можно встретить нежные пластинчатые или мешковидные растения *моностромы Гревиля* (Monostroma grevillei, табл. 31, *7*). Обычно это небольшие растения длиной от 2 до 15 *см*, но в тихих бухтах, где они не разрушаются течениями и прибоем, длина их достигает 1 *м*. Взрослое слоевище моностромы обычно имеет форму однослойной пластины (отсюда и название этого рода). До недавнего времени все ульвовые с однослойным пластинчатым слоевищем объединяли в один род, который и называли «монострома». Но теперь он разделен на несколько, так как выяснилось, что сходные однослойные пластины могут иметь водоросли, резко отличающиеся характером индивидуального развития, размножением и другими важными признаками. Для моностромы в узком смысле характерна мешковидная структура, которая только на поздних стадиях развития разрывается и становится однослойной, однако нередко она сохраняется и в течение всей жизни водоросли.

Одной из характерных черт моностромы, так же как и всего семейства, является способ прорастания и формирования слоевища. Зооспоры, начиная прорастать, делятся так, что образуются стелющиеся по субстрату разветвленные нити. При повторных делениях эти нити располагаются в форме компактного однослойного диска. Постепенно диск становится многослойным в центральной части, верхний слой клеток здесь отслаивается и разрастается с образованием мешковидной структуры (рис. 219, *1—6*).

Макроскопическое слоевище моностромы Гревиля — гаметофит. Для выхода гамет служит отверстие с неровными краями во внешней стенке клетки (рис. 219,*7*). Зигота развивается в одноклеточный спорофит. При этом она сильно увеличивается в размерах и покрывается толстой оболочкой (рис. 219, *8*). Через более или менее длительное время содержимое этого одноклеточного растения делится с образованием зооспор. Таким образом, здесь смена форм развития гетероморфная.

Наличие одноклеточного спорофита свидетельствует о тесной связи моностромовых с уло-

триксовыми предками. В системе всего порядка ульвовых семейство моностромовых представляет боковую ветвь эволюции, отделившуюся от общего ствола сравнительно рано.

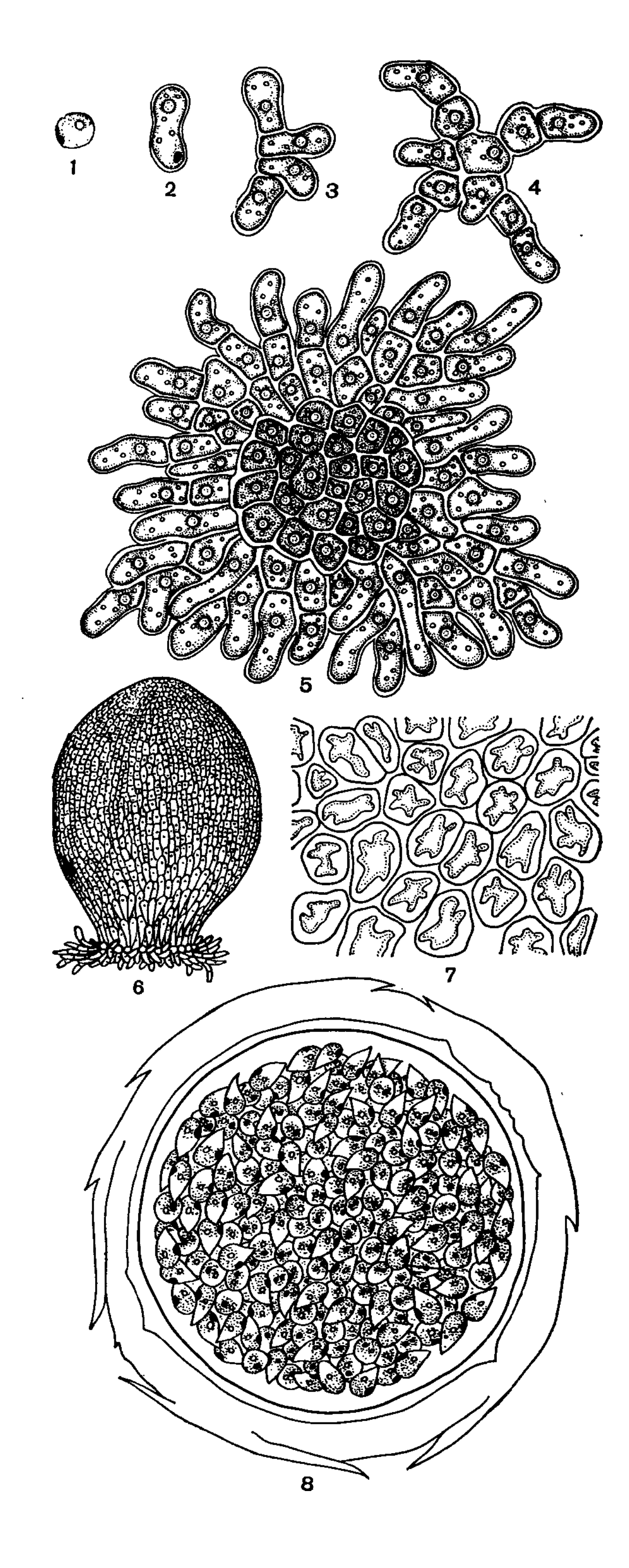


Рис. 219. Строение монострoмы (Monostroma):

1—6 — последовательные стадии формирования слоевища; *7* — часть слоевища с пустыми гаметангиями (вид с поверхности); *8* — зрелый одноклеточный спорофит.

ПОРЯДОК ХЕТОФОРОВЫЕ (CHAETOPHORALES)

Хетофоровые по разнообразию представителей занимают одно из первых мест среди зеленых водорослей. Слоевище их, как и у улотриксовых, слагается из однорядных нитей, но нити эти ветвятся, и все слоевище дифференцировано на систему стелющихся и вертикальных разветвленных нитей.

Разнонитчатая структура составляет основное отличие хетофоровых от улотриксовых. Однако в пределах порядка стелющаяся и вертикальная структуры не всегда одинаково хорошо выражены, часто та или другая редуцируется или недоразвивается. Это создает большое морфологическое разнообразие. Многие хетофоровые обнаруживают черты высокой специализации в строении вегетативной и репродуктивной систем.

Подавляющее большинство водорослей порядка имеет на слоевище так называемые волоски или щетинки (благодаря этим образованиям они и получили свое название). Волоски у хетофоровых бывают по крайней мере двух типов. У одних они представляют конечные клетки веточек, сильно вытянутые и лишенные содержимого. У других — это выросты оболочки. Несмотря на то что волоски присущи почти всем хетофоровым, их, по-видимому, все же нельзя считать принципиальным признаком порядка. Интересно, что бурые и красные водоросли разнонитчатого строения также несут волоски.

Подавляющее большинство хетофоровых — пресноводные организмы, и только небольшое число вторично-упрощенных форм проникает в море.

Из пяти семейств порядка наибольший интерес представляют три: хетофоровых (Chaetophoraceae), трентеполиевых (Trentepohliaceae) и колеохетовых (Coleochaetaceae).

В наиболее типичной форме разнонитчатое строение проявляется у рода *стигеоклониум* (Stigeoclonium) в семействе *хетофоровых*. Большинство видов этого рода имеет хорошо развитые стелющуюся и вертикальную системы нитей (табл. 30, *1*). Неправильно разветвленные вертикальные нити заметно сужаются у вершин и заканчиваются длинным волоском, состоящим из нескольких бесцветных клеток. Клетки слоевища имеют один пристенный хлоропласт, расположенный пояском, с одним или несколькими пиреноидами. Строение стелющейся части проследить труднее, так как оно

во многом зависит от неровностей субстрата. Она может быть представлена рыхлоразветвленными нитями, состоящими нередко всего из нескольких клеток (рис. 220, *1*), или густо разветвленными и плотно расположенными короткими нитями, складывающимися в псевдопаренхимный однослойный диск (рис. 220, *2*). В какой-то мере степени развития вертикальной и стелющейся частей находятся в обратной зависимости. При сильном развитии стелющейся части вертикальная может редуцироваться до нескольких веточек или быть представленной только волосками. При незначительном развитии стелющихся нитей в основании растений развиваются ризоиды (рис. 220, *3*). В отличие от прямостоячих нитей, для которых характерен диффузный рост, у стелющихся нитей рост апикальный и более короткие клетки. Обычно у стигеоклониума вертикальные ветви не отличаются по толщине, но у некоторых видов можно выделить главную ось, клетки которой толще, длиннее и беднее содержимым, чем клетки веточек.

Такое строение можно рассматривать как переходное между стигеоклониумом и *драпарнальдией* (Draparnaldia) — другим родом семейства (табл. 30, *4*). У драпарнальдии стелющаяся структура практически отсутствует, тогда как вертикальная развита значительно и достигает высокой специализации. Она дифференцируется на длинные и короткие ветви. Длинные состоят из крупных клеток с зубчатым хлоропластом, занимающим положение пояска по экватору клетки (рис. 220, *4*). Короткие веточки густо ветвятся и располагаются мутовками вокруг главной оси. Слагающие их клетки содержат цельный хлоропласт, занимающий бóльшую часть видимой поверхности клетки. Вершины этих веточек заканчиваются длинным волоском. Очевидно, короткие веточки несут основную ассимиляционную функцию, тогда как главные ветви играют прежде всего механическую, опорную роль. Прикрепляется драпарнальдия редуцированной стелющейся структурой и дополнительными многоклеточными ризоидами (рис. 220, *5*).

У еще более специализированного рода *драпарнальдиопсис* (Draparnaldiopsis) ризоиды развиваются по всему слоевищу и настолько сильно, что образуют плотную обвертку вокруг главной оси (рис. 220, *6*).

Описанные водоросли характеризуются также тем, что их слоевище покрыто тонким слоем слизи. В отличие от них у *хетофоры* (Chaetophora) все нити погружены в плотную слизистую обвертку, которая имеет шаровидную или листовидную форму (рис. 220, *7*, *8*). Базальная часть хетофоры состоит из отдельных шаровидных клеток, от которых радиально расходятся вер-

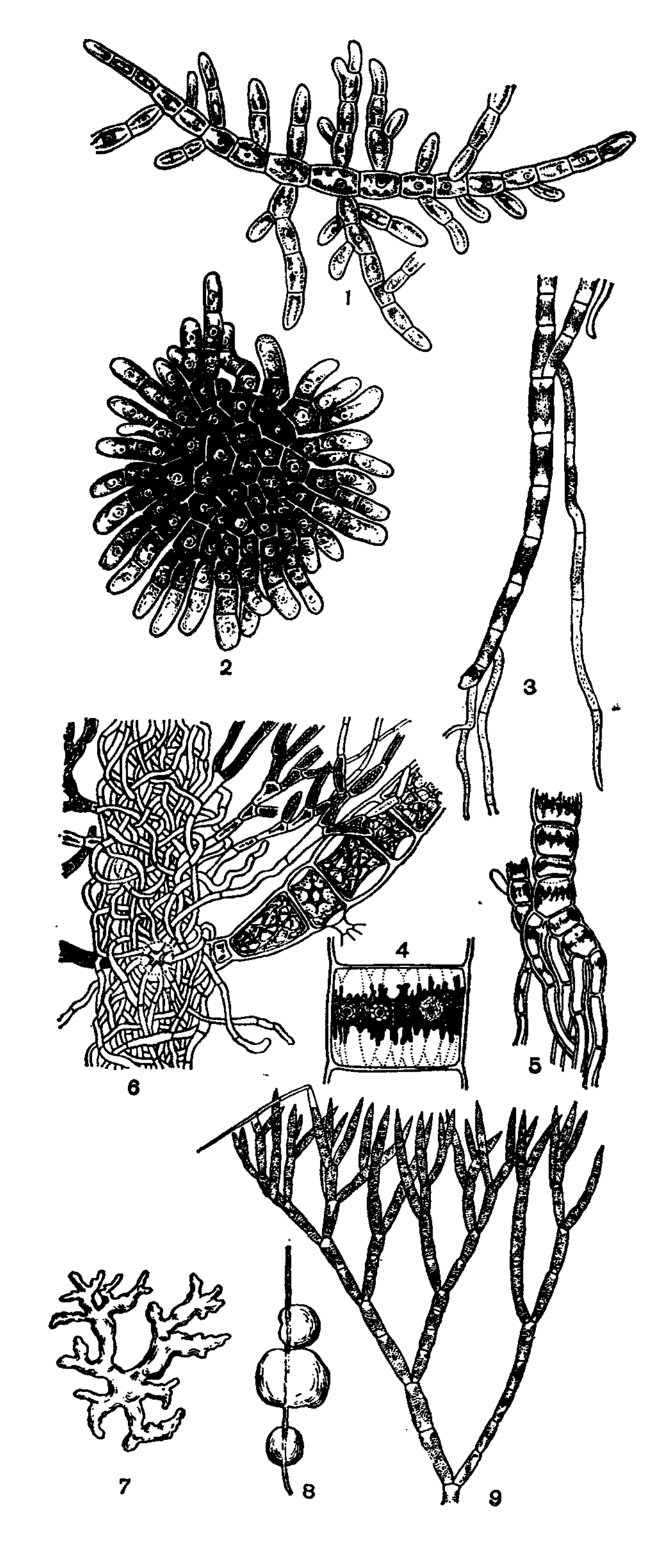


Рис. 220. Строение хетофоровых:

1—3 — Stigeoclonium (*1,2* — строение стелющейся части слоевища, *3* — ризоиды); *4—5* — Draparnaldia (*4* — клетка главной оси, *5* — ризоиды); *6* — часть слоевища Draparnaldiopsis; *7—9* — Chaetophora (*7,8* — внешний вид растений, *9* — часть слоевища).

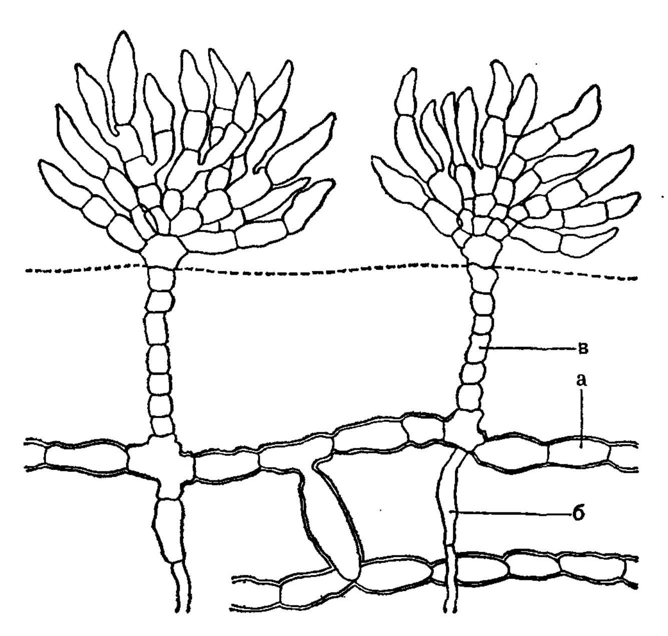


Рис. 221. Строение хетофоровых:

Fritschiella tuberosa. *а* — стелющиеся нити; *б* — ризоиды; *в* — вертикальные нити.

тикальные нити, густо разветвленные у вершины (рис. 220, *9*).

К этому же семейству относится интересная водоросль *фритчиелла* (Fritschiella), единственный вид которой приспособился к существованию в почве (рис. 221). Под поверхностью почвы простираются стелющиеся нити, от которых вниз отходят ризоиды, а вверх — вертикальные нити. Последние, достигая поверхности почвы, густо ветвятся, образуя пучки ветвей.

Тенденция к редукции вертикальной системы приводит к образованию большого числа стелющихся форм (табл. 30, *6*). Все стелющиеся представители семейства, как правило, эпифиты или эндофиты, растущие на водных цветковых растениях и водорослях, некоторые из них поселяются на гидроидах и мшанках. Слоевище этих водорослей устроено по-разному. У одних форм на стелющихся нитях развиваются очень короткие вертикальные нити, оканчивающиеся волоском (рис. 222, *1*); у других волоски образуются непосредственно на клетках стелющихся нитей, как, например, у водоросли *афанохете* (Aphanochaete, рис. 222, *2*). У близкого рода *болбоколеон* (Bolbocoleon) волоски берут начало от специальных более мелких клеток (рис. 222, *3*). Полная потеря вертикальных нитей и волосков наблюдается у *эндодермы* (Endoderma), растущей внутри оболочек морских водорослей и мшанок (рис. 222, *4*). У морских хетофоровых стелющиеся нити часто соединяются в компактную дисковидную пластину. Она остается однослойной или становится многослойной в центре в результате того, что здесь образуются короткие вертикальные нити, плотно соединенные между собой. У водоросли *прингсхеймиелла* (Pringsheimiella, табл. 30, *6*) вегетативные клетки однослойного диска уплощены и радиально вытянуты, тогда как зрелые спорангии в центре диска вытягиваются вверх и принимают клиновидную форму. Волоски у дисковидных форм обычно отсутствуют.

Размножение водорослей семейства хетофоровых во многом напоминает размножение улотрикса. Нередко, кроме четырехжгутиковых макрозооспор, служащих для бесполого размножения, можно встретить микрозооспоры. У большинства изученных хетофоровых половой процесс изогамный, а смена форм развития, особенно у морских форм, изоморфная. Только некоторым из них свойственна оогамия. Наличие оогамных форм среди стелющихся форм хетофоровых наводит на мысль о том, что в какой-то мере это искусственная группа.

Семейство *трентеполиевых* (Trentepohliaceae) объединяет более специализированные по сравнению с хетофоровыми водоросли. Большинство родов семейства имеет достаточно хорошо развитую как вертикальную, так и стелющуюся часть и лишено волосков. Спорангии трентеполиевых — дифференцированные клетки, заметно отличающиеся по форме от вегетативных клеток.

Наиболее интересными особенностями обладает род *трентеполия* (Trentepohlia). Эта широко распространенная водоросль образует порошковатые скопления оранжевого или бурого цвета на камнях, пнях, стволах деревьев, деревянных постройках. Характерная окраска трентеполии обусловлена присутствием в ее клетках гематохрома — пигмента из группы каротиноидов.

Многие виды трентеполии являются водорослевым компонентом лишайников. Особенно обильно эта водоросль растет в условиях влажного тропического климата.

Как правило, слоевище трентеполии имеет одинаково развитые вертикальную и стелющуюся части, однако нередко преимущественное развитие получает только одна из них. Все нити обильно ветвятся, причем место отхождения ветвей непостоянно, они возникают на вершине материнской клетки или в разных местах ее боковой стенки (рис. 223, *1*). Рост нитей апикальный в результате деятельности верхушечной клетки. Цилиндрические или бочонковидные клетки одеты толстой целлюлозной оболочкой, которая нередко имеет слоистое строение. Поперечные перегородки между клетками всегда имеют посередине пору, через которую

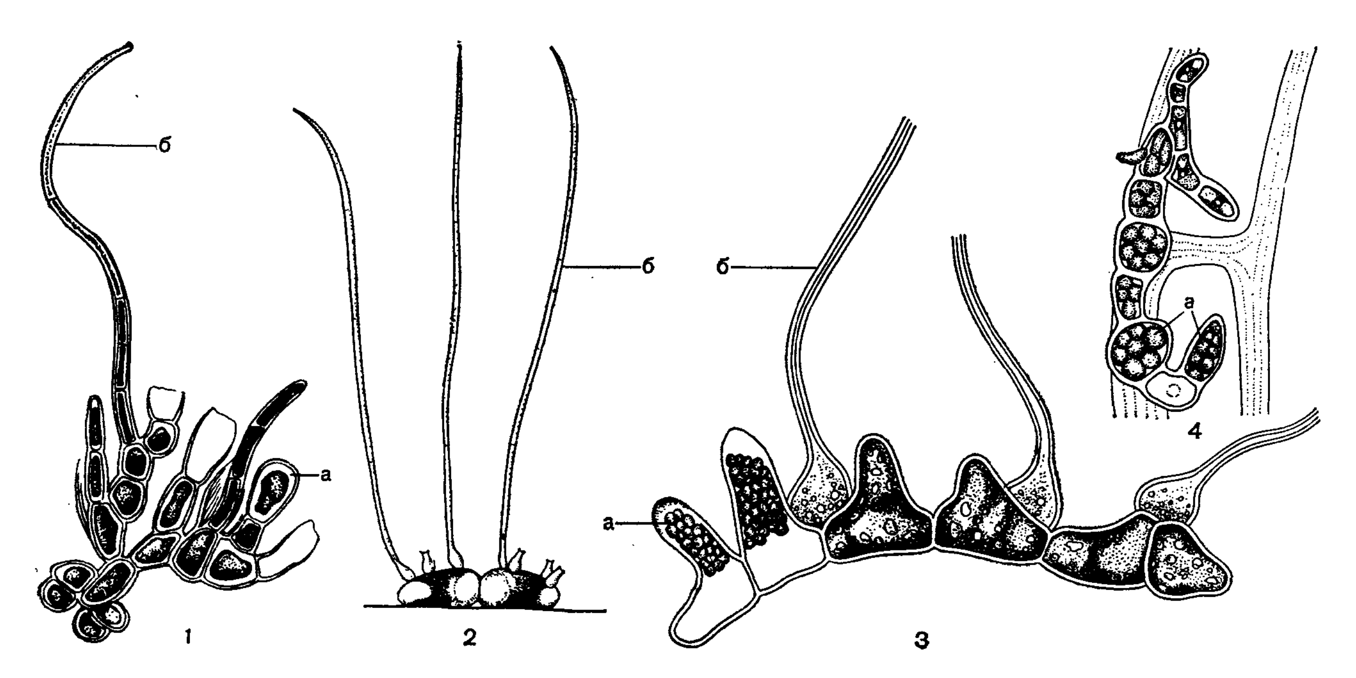


Рис. 222. Строение стелющихся хетофоровых:

1 — Pilinia maritima; *2* — Aphanochaete polychaete; *3* — Bolbocoleon piliferum; *4* — Endoderma wittrockii. *а* — спорангии, *б* — волосок.

проходит цитоплазматический тяж. Особым строением обладают оболочки апикальных клеток. У ряда видов на вершине апикальной клетки образуется слоистый колпачок (рис. 223, *2—4*). Клетки трентеполии, в отличие от хетофоровых, содержат несколько хлоропластов дисковидной или лентовидной формы, без пиреноидов (рис. 223, *5—8*). В старых клетках всегда множество ядер.

Большую роль в жизни этой водоросли играет вегетативное размножение. Клетки нитей легко отделяются друг от друга и распыляются ветром. В виде отдельных богатых гематохромом клеток водоросль переживает неблагоприятный сухой период. Во влажное время года происходит бесполое и половое размножение трентеполии. Дву- и четырехжгутиковые зооспоры образуются в особых спорангиях на ножках (рис. 223, *9*). Последние возникают на вертикальных нитях как один или несколько трубчатых выростов верхушечной клетки, отделяющихся от нее поперечной перегородкой. Эти выросты имеют характерную коленчато-изогнутую форму (рис. 223, *10*, *11*). Верхняя часть выростов раздувается и, превращаясь в спорангии, отделяется перегородкой от клетки-ножки.

Обычно зрелые спорангии отрываются от нити и разносятся ветром. Освобождение и прорастание зооспор происходит только при условии достаточного увлажнения.

Изогаметы развиваются в особых сидячих «спорангиях». Это шаровидные образования, занимающие разное положение на нитях: они могут быть верхушечными, боковыми, интеркалярными. Развиваются они преимущественно на стелющихся нитях. Эти сидячие «спорангии» образуются в результате увеличения размеров клеток и, в отличие от спорангиев на ножке, не отделяются от нити при созревании гамет. Не всегда развивающиеся в них двужгутиковые клетки размножения ведут себя как гаметы, нередко они прорастают без слияния или дают апланоспоры.

Трентеполиевые — высокоспециализированная группа в порядке Chaetophorales. Это особенно бросается в глаза при ее сравнении с семейством Chaetophoraceae. Очевидно, во многом специализация трентеполиевых — результат специфических наземных условий обитания.

Семейство *колеохетовых* (Coleochaetaceae) представлено единственным родом *колеохете* (Coleochaete). 14 видов этого рода растут в пресных водах как эпифиты, образуя подушковидные или дисковидные слоевища (табл. 30, *3*).

Слоевища колеохетовых имеют в разной мере выраженную разнонитчатую структуру. У представителей с развитыми вертикальными нитями они обычно собраны в плотную полусферическую подушку, заключенную в слизь. У многих видов, однако, развивается только базальная часть, которая часто образована плотно распо-

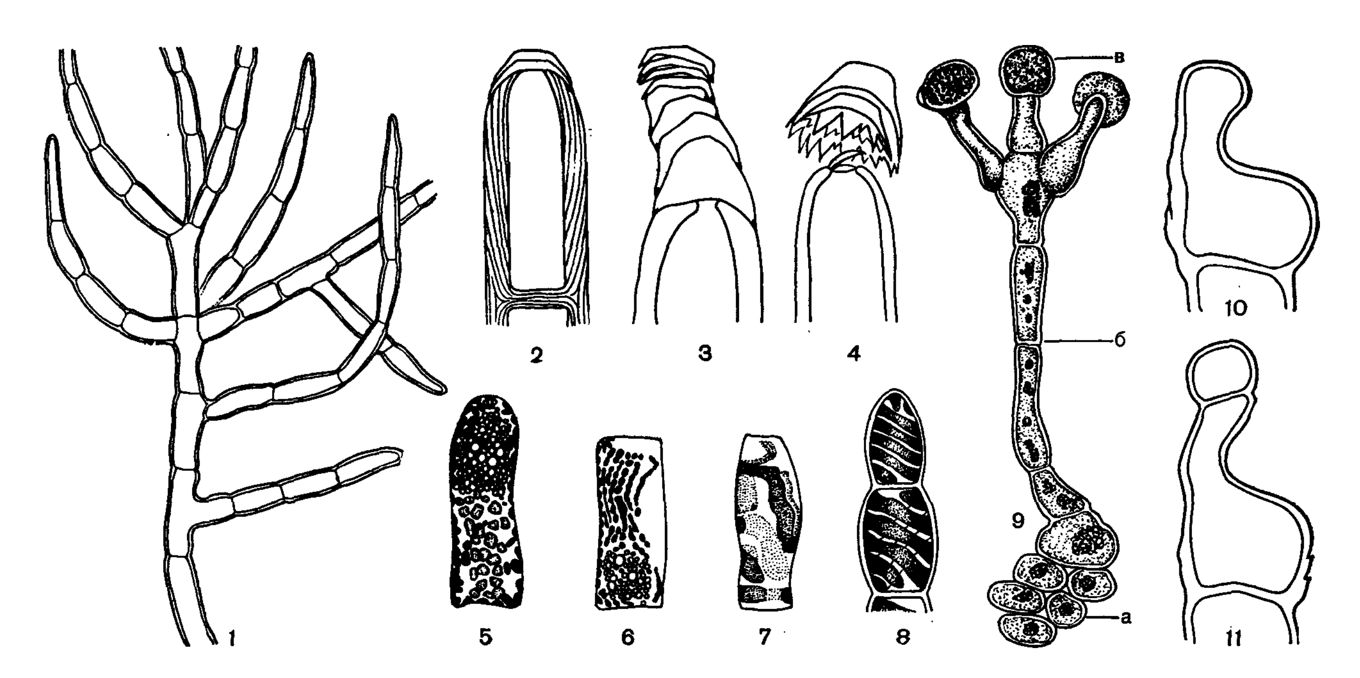


Рис. 223. Строение трентеполии (Trentepohlia):

1 — часть вертикального слоевища; *2—4* — образование колпачка на верхушечной клетке; *5—8* — клетки с хлоропластами; *9* — нить со спорангиями на ножках; *10,11* — образование спорангия (с б о к у). *а* — стелющаяся часть, *б* — вертикальная нить, *в* — спорангий на ножке.

ложенными нитями и имеет вид компактного округлого диска. Рост слоевища всегда апикальный. Одноядерные клетки заполнены крупным пристенным хлоропластом неправильной формы с одним или двумя четкими пиреноидами. Обычно клетки несут характерные заключенные в футляр щетинки (рис. 224, *3*).

Бесполое размножение колеохетовых происходит весной и ранним летом двужгутиковыми крупными зооспорами. Они образуются по одной в обычных клетках и выходят через округлое отверстие на вершине короткого бородавчатого выроста. Зооспоры отличаются отсутствием стигмы и тем, что единственный хлоропласт занимает в них боковое положение. При прорастании зооспоры образуются две лежащие друг над другом клетки, из которых верхняя формирует щетинку, а нижняя делится с образованием клеток диска (рис. 224, *1—3*).

Половое размножение колеохете представляет собой высокоспециализированную оогамию. У *колеохете подушковидного* (Coleochaete pulvinata) оогонии образуются в верхней части вертикальных нитей. Они имеют характерную бутылковидную форму: нижняя, расширенная часть содержит хлоропласт, а верхняя, бесцветная вытянута наподобие трихогины красных водорослей. При созревании вершина оогония разрушается, в результате чего теряется некоторое количество цитоплазмы. В то же самое время протопласт нижней части округляется, формируя единственную яйцеклетку (рис. 244, *4—6*). Антеридии развиваются по нескольку вместе на вершине вертикальных нитей, часто тех же самых, которые несут оогонии (рис. 224, *6*). Каждый антеридий образует единственный антерозоид шаровидной формы с двумя длинными жгутиками на переднем конце. После оплодотворения верхняя, бесцветная часть оогония отделяется перегородкой, тогда как базальная постепенно растет. Одновременно оогоний начинает обрастать разветвленными нитями, возникающими из соседних клеток, которые, смыкаясь, в конце концов образуют плотную обвертку красного или бурого цвета (рис. 224, *7*, *8*). Эта обвертка позднее разрушается, и ооспора переживает период покоя в своей собственной толстой оболочке, которая у нее постепенно развивается. Весной содержимое ооспоры вновь приобретает зеленую окраску и делится с образованием 16—32 клиновидных клеток. Эти клетки, превращаясь в зооспоры, выходят наружу в результате разрыва оболочки ооспоры (рис. 224, *9*).

Подобно многим оогамным зеленым водорослям, колеохете занимает обособленное положение в порядке, и связи его с другими хетофоровыми, так же как и со всеми зелеными водорослями, не совсем ясны.

В настоящее время система всех нитчатых зеленых водорослей строится главным образом на морфологическом критерии. Однако

нетрудно заметить, что как раз в морфологии водорослей более чем где бы то ни было проявляется параллельное и конвергентное развитие, т. е. многие заведомо далекие группы водорослей проходят одни и те же этапы морфологической эволюции. Этот факт показывает, что для построения системы водорослей, которая отражала бы эволюцию организмов и их родственные связи, одного морфологического критерия недостаточно. Требуется всестороннее изучение водорослей, в том числе их размножения и развития.

ПОРЯДОК ЭДОГОНИЕВЫЕ (OEDOGONIALES)

Порядок эдогониевых — одна из наиболее своеобразных групп зеленых водорослей, отличающаяся прежде всего особым типом клеточного деления, строением оболочек и уникальным способом размножения.

Порядок включает одно семейство *эдогониевых* (Oedogoniaceae), представленное тремя родами. Первое место среди них занимает род *эдогониум* (Oedogonium), насчитывающий 380 видов, распространенных по всему свету и играющих важную роль в жизни небольших пресных водоемов.

Слоевище эдогониума построено по типу длинных однорядных неразветвленных нитей, прикрепляющихся к субстрату с помощью базальной клетки. Однако взрослые нити, особенно в стоячих водоемах, обычно встречаются в свободноплавающем состоянии. Нити состоят из цилиндрических клеток с гладкими или слегка волнистыми оболочками. Верхушечные клетки часто заостряются и заканчиваются щетинкой. Клетки содержат единственное крупное ядро и пристенный сетчатый хлоропласт, который состоит из узких продольных лент, соединенных между собой, и несет множество пиреноидов (табл. 30, *5*; рис. 225, *1*).

Эдогониум отличается своеобразным способом деления и роста клеток. Незадолго до деления в верхней части клетки, ближе к ее вершине, на внутренней стороне боковой стенки возникает утолщение в форме валика, опоясывающего клетку. В продольном сечении клетки это утолщение имеет вид двух незамкнутых колец по обеим сторонам клеточной стенки. Они состоят из внутренней части и более грубого наружного слоя, пограничного с протопластом. Этот пограничный слой валика своими незамкнутыми в кольцо краями соединен с боковой клеточной стенкой и переходит в нее вверх и вниз от валика. Создается впечатление, что это валикообразное утолщение образовалось в результате втягивания внутреннего слоя боковой клеточной стенки (рис. 225, *2*). Вслед за этим происходит ядерное деление, которое сопровождается образованием в середине клетки тонкой поперечной

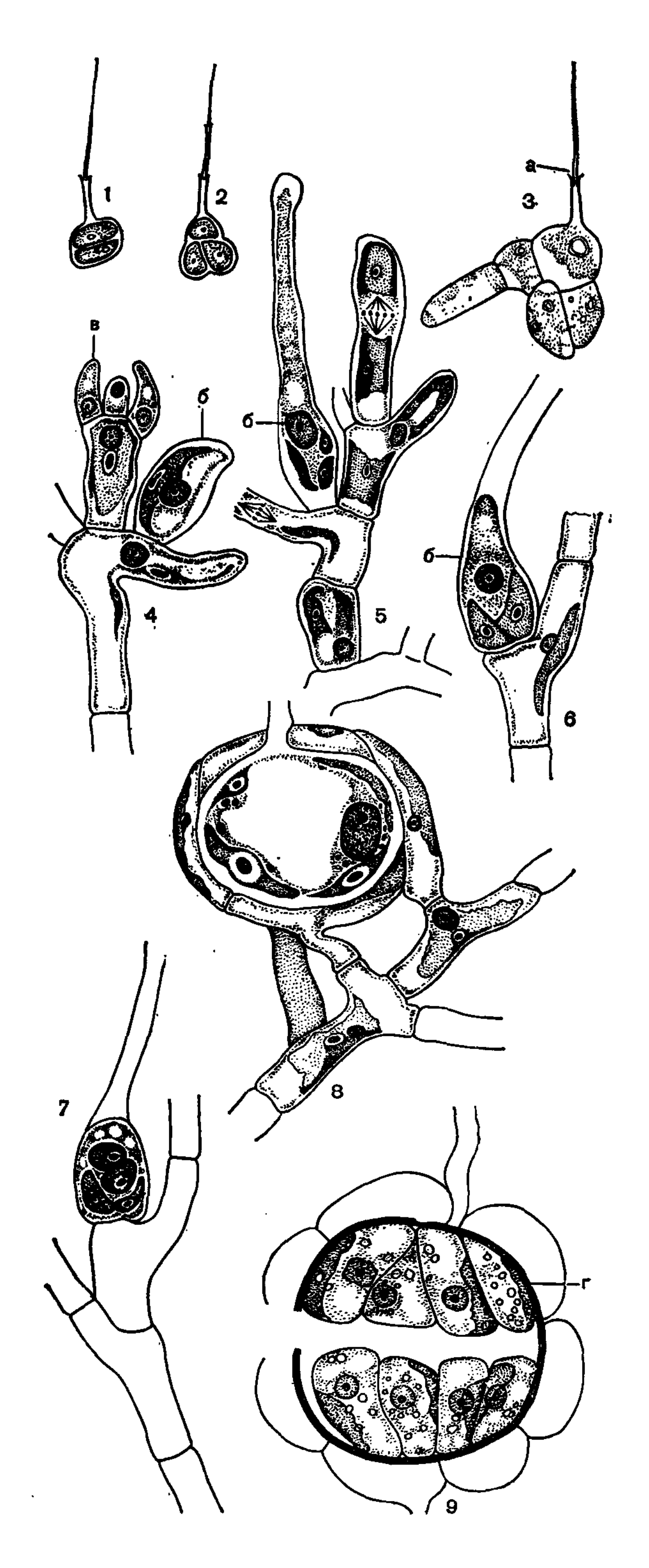


Рис. 224. Строение колеохете (Coleochaete):

1—3 — ранние стадии прорастания зооспоры; *4*, *5*, *6* — развитие оогония и антеридия (*4*); *7* — оогоний после оплодотворения; *8* — образование обвертки вокруг оплодотворенного оогония; *9* — прорастающая ооспора. *а* — щетинка, *б* — оогоний, *в* — антеридий, *г* — оболочка ооспоры.

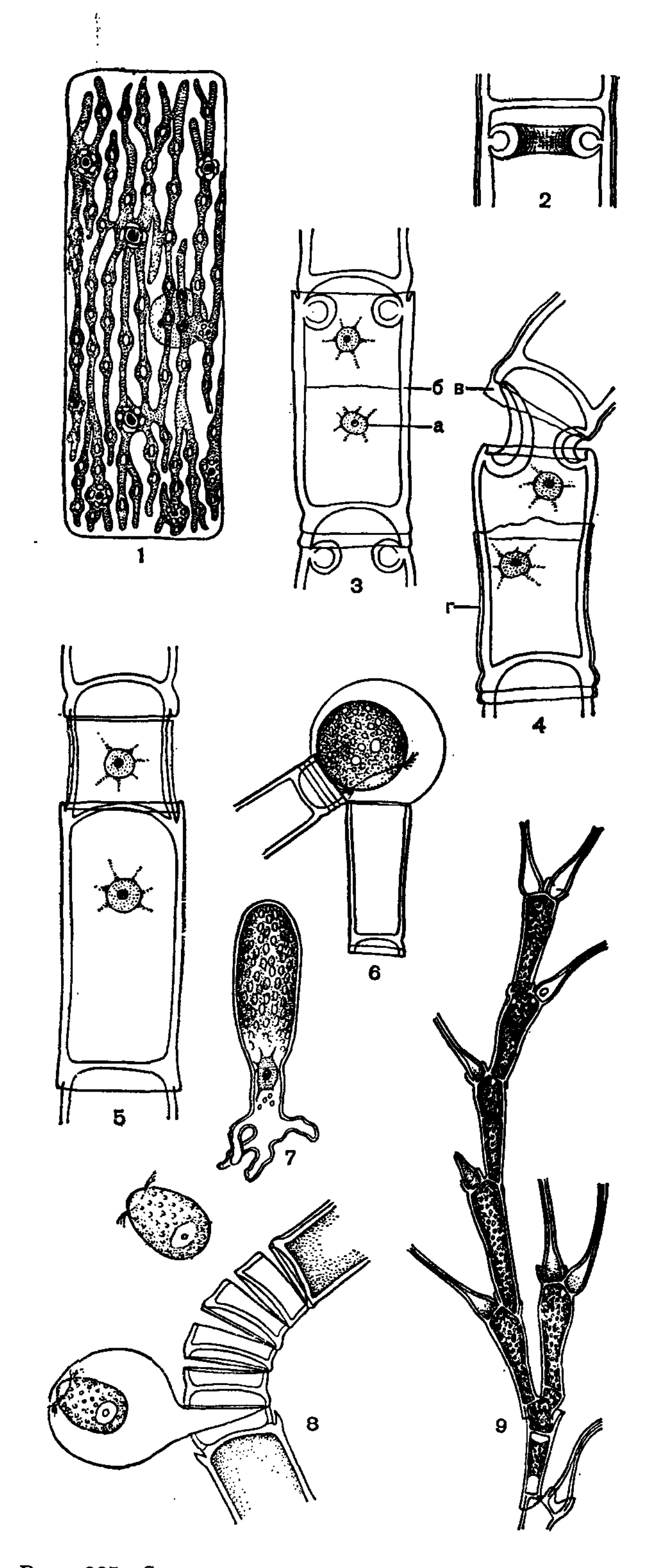


Рис. 225. Строение эдогониевых:

1 — клетка Oedogonium; *2* — кольцевое утолщение на продольном срезе через клетку; *3—5* — последовательные стадии клеточного деления; *6* — выход зооспоры из нити; *7* — проросток; *8* — выход андроспор из андроспорангиев; *9* — веточка Bulbochaete.

перегородки. Эта перегородка соединяется с боковой стенкой материнской клетки не сразу. Перед этим внешняя клеточная стенка вдоль всего валика снаружи разрывается, а сам валик разглаживается, стенки его вытягиваются, в результате чего образуется новый участок клеточной стенки, расположенный между двумя старыми (рис. 225, *3—5*). Оставшуюся над местом разрыва меньшую часть клетки называют колпачком, расположенную под ним — футляром. Одновременно с вытягиванием стенок валика молодая поперечная клеточная перегородка смещается с середины материнской клетки вверх до тех пор, пока не займет постоянного места близ нижнего края разрыва клеточной стенки. Здесь она отделяет от футляра образовавшуюся на месте валика новую клетку. Последняя постепенно вырастает до размеров обычной вегетативной клетки. При повторных делениях новые кольцевые утолщения образуются всегда под краем колпачка и поэтому новые колпачки оказываются непосредственно под старыми. Количество колпачков свидетельствует о количестве делений, которым подвергалась клетка. Наличие их — надежный критерий для распознавания вегетативных нитей эдогониума среди других зеленых нитчаток.

Вегетативное размножение, кроме обычной фрагментации, осуществляется с помощью акинет — наполненных маслом и крахмалом клеток красного цвета, образующихся на нити по 2, 4 и более в ряд.

Для бесполого размножения служат зооспоры, особенностью которых является венец коротких жгутиков на переднем, лишенном хлоропласта конце. Они возникают по одной в каждой клетке и выходят наружу в результате разрыва оболочки в верхней части клетки (рис. 225, *6*). Проплавав короткое время, зооспоры оседают и прорастают в нить, образуя в основании проростка первичный ризоид (рис. 225, *7*).

Половой процесс — оогамия, имеются однодомные и двудомные виды. У ряда видов антеридии, так же как и оогонии, образуются на нитях обычного строения, однако большинство двудомных видов характеризуется интересным половым диморфизмом. У таких видов антеридии образуются на особых карликовых растеньицах.

Если антеридии возникают на обычных нитях, то происходит ряд повторных поперечных делений вегетативных клеток, без их разрастания, так что антеридии имеют вид расположенных в ряд сильно укороченных клеток. В каждом антеридии, в свою очередь, образуется по 2 антерозоида.

У видов с половым диморфизмом на вегетативных нитях образуются не антеридии, а особые спорангии, которые называют а н д р о-

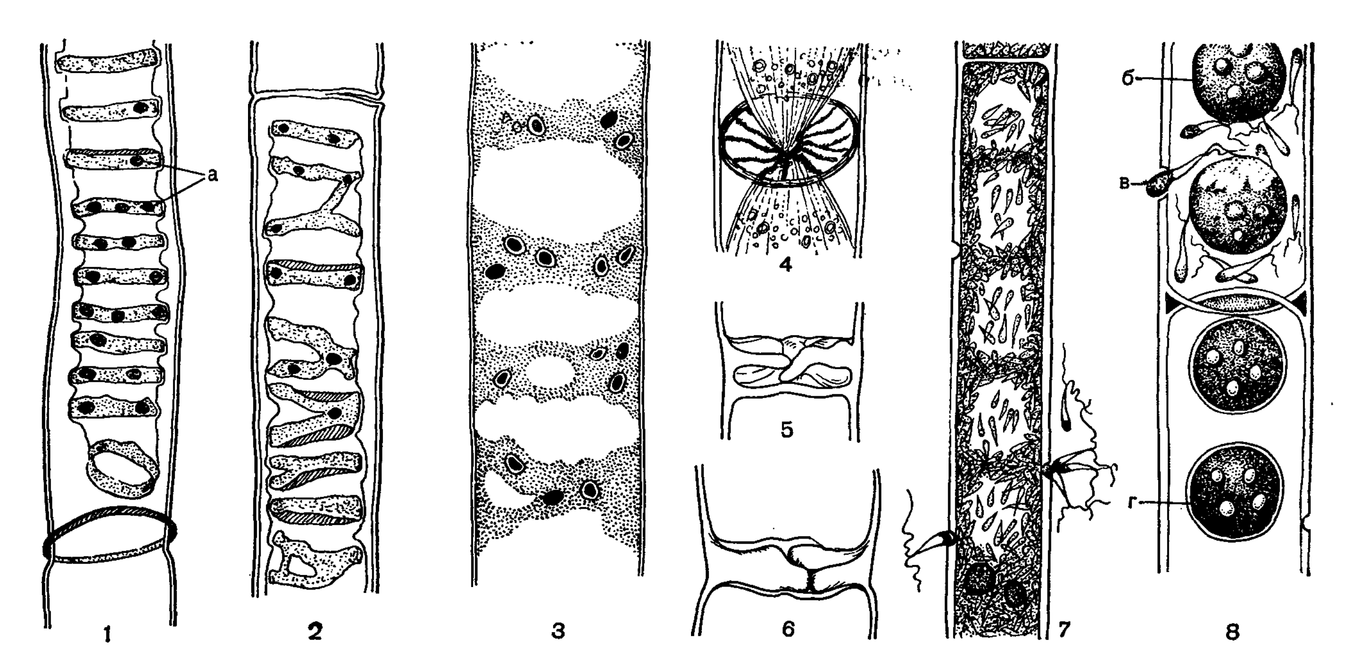


Рис. 226. Строение сфероплеи (Sphaeroplea):

1—3 — строение хлоропластов; *4—6* — разные типы поперечных перегородок; *7* — образование антерозоидов; *8* — яйцеклетки в момент оплодотворения и зиготы. *а* — пиреноид, *б* — яйцеклетка, *в* — антерозоид, *г* — зигота.

спорангиями (рис. 225, *8*). Способ их образования не отличается от вышеописанного способа образования антеридиев, но из каждого андроспорангия выходит по одной андроспоре, которая после короткого периода плавания оседает на оогоний или соседнюю с ним клетку и прорастает в карликовое мужское растение (табл. 30, *5*). Это растение состоит из одной-двух, в лучшем случае из нескольких клеток. Среди них выделяется более крупная ризоидно вытянутая базальная клетка. Очень скоро на мужском растении возникают антеридии. Они отделяются простыми перегородками или посредством кольцевых утолщений. В этом случае антеридий покрыт колпачком. Антерозоиды выходят в результате разрыва клеточных стенок. Это мелкие клетки с венцом жгутиков на переднем конце, как у зооспор. Оогонии — крупные, почти сферические клетки, дающие единственную яйцеклетку. Антерозоид проникает в оогоний через специальное отверстие в оболочке или после ее разрыва. Зигота одевается толстой, трехслойной, часто скульптурной оболочкой, приобретает красно-бурую окраску и превращается в ооспору, которая служит покоящейся стадией (табл. 30, *5*).

При прорастании ооспоры образуется 4 зооспоры, которые вырастают в новые нитчатые растения.

Кроме эдогониума, следует упомянуть еще род *бульбохете* (Bulbochaete, рис. 225, *9*), талломы которого состоят из разветвленных нитей с многочисленными волосками-щетинками.

Существует несколько гипотез, пытающихся объяснить происхождение карликовых мужских растений эдогониевых, однако ни одну из них нельзя признать убедительной. Но даже если отвлечься от способа размножения и клеточного деления, связь порядка эдогониевых с другими зелеными водорослями остается далеко не ясной. Наиболее часто их сближают с хетофоровыми.

ПОРЯДОК СФЕРОПЛЕЕВЫЕ (SPHAEROPLEALES)

Водоросли, относящиеся к этому порядку, не часто встречаются в природе, но упомянуть о них необходимо, так как они обладают уникальным сочетанием признаков. В порядке один род *сфероплея* (Sphaeroplea), в котором известно всего 6 видов. Самый известный из них — *сфероплея кольцевидная* (S. annulina).

Однорядные неразветвленные нити сфероплеи лишены органов прикрепления и всегда встречаются в свободноплавающем состоянии. Клетки нитей весьма варьируют по величине — их длина может превышать ширину только в 2—3 раза, а может быть больше ее в 70—90 раз. Каждая клетка содержит многочисленные пристенные хлоропласты, имеющие форму узких замкнутых колец, которые располагаются друг за другом, а между ними находятся крупные вакуоли (рис. 226, *1—3*). Ядра, которых в клет-

ках сферроплеи множество, находятся в цитоплазме, причем в пределах каждого хлоропласта их чаще всего бывает по два.

Вряд ли правильно называть клетками сегменты, слагающие нити сферроплеи, и не только потому, что они обладают множеством ядер и хлоропластов (и, следовательно, являются явно вторичными образованиями), но и потому, что отделяющие их поперечные перегородки не похожи на клеточные стенки других многоклеточных зеленых водорослей. Они сильно варьируют по форме, а также по способу и месту образования (рис. 226, *4—6*). Часто поперечные перегородки имеют вид кольцевых внутренних утолщений на стенках клетки, которые не смыкаются в центре, так что остается отверстие, через которое проходит цитоплазматический тяж (рис. 226, *4*). В других случаях вместо перегородок образуются особые пробки. И, наконец, в любом месте нити могут возникать группы радиально сходящихся тяжей, напоминающих скелетные тяжи каулерпы и играющих механическую роль.

Обычно сферроплея размножается половым оогамным способом. Дифференцированные органы полового размножения здесь отсутствуют — яйцеклетки и антерозоиды образуются в любом из сегментов (рис. 226, *7*,*8*). После оплодотворения яйцеклетки образуется ооспора, одетая системой оболочек. Вначале образуется гладкая стекловидная оболочка. Постепенно в ее пределах формируется толстая скульптурная стенка. Строение ооспоры специфично для отдельных видов и служит хорошим диагностическим признаком. Выделяют два основных типа ооспор: шаровидные с равномерно расположенными шипами и вытянутые по одной из осей с крыловидными выростами. Ооспоры покидают нить в результате ее разрушения и остаются в покоящемся состоянии в течение нескольких лет. При прорастании ооспоры образуется 4 зооспоры. Зооспоры развиваются, не оседая на субстрат. Они вытягиваются в нить, которая, достигнув в длину 3—4 *мм*, приступает к поперечным делениям.

Вегетативные нити сферроплеи, кроме гамет, изредка дают зооспоры, служащие для бесполого размножения.

Систематическое положение и родственные связи этих своеобразных водорослей сейчас определить довольно трудно. По одним признакам они напоминают сифоновые, по другим — улотриксовые. С уверенностью можно сказать одно — характер сегментов у сферроплеи сформировался вторично в результате утраты способности образовывать клеточные стенки. Способ размножения сферроплеи, по-видимому, имеет ту же природу, что и способ размножения других оогамных форм, берущих начало от оогамных форм хламидомонадовых в порядке вольвоксовых.

ПОРЯДОК ЦИЛИНДРОКАПСОВЫЕ (CYLINDROCAPSALES)

Небольшая группа цилиндрокапсовых включает всего два рода с очень сходным строением — *цилиндрокапса* (Cylindrocapsa) и *цилиндрокапсопсис* (Cylindrocapsopsis). Их слоевище построено по типу однорядной неразветвленной нити, целиком заключенной в плотную, часто слоистую слизистую оболочку. В некоторых случаях клетки могут делиться более чем в одной плоскости, и тогда на нити образуются многорядные псевдопаренхимные участки (рис. 227, *1*, *2*). Прикрепление нитей к субстрату, особенно на ранней стадии, осуществляется посредством утолщения и слизистой секреции оболочек, тогда как первичные ризоиды отсутствуют (рис. 227, *3*). Клетки содержат одно ядро и один массивный занимающий осевое положение хлоропласт неправильной или звездчатой формы с одним пиреноидом (рис. 227, *3*).

Группы клеток или отдельные клетки легко отделяются от нитей и прорастают в новые растения. Так осуществляется вегетативное размножение цилиндрокапсовых. Для бесполого размножения служат дву- или четырехжгутиковые зооспоры, изредка апланоспоры. Они образуются по одной или по две — четыре в каждой клетке. Прорастая, зооспоры дают начало новым нитям.

Половой процесс оогамный. У цилиндрокапсы вегетативные клетки перед преобразованием в антеридии подвергаются делению. В результате этого образуется несколько клеток, содержимое которых окрашено в красный цвет. В каждом антеридии формируется, в свою очередь, по одному или несколько антерозоидов (рис. 227, *4*, *5*). Антерозоиды обладают двумя жгутиками и отличаются от зооспор только буровато-красным цветом. Они освобождаются в результате разрыва или растворения стенки антеридия. При образовании оогония клетка увеличивается в размерах, оболочка ее набухает. В каждом оогонии развивается единственная яйцеклетка. Перед оплодотворением в стенке оогония образуется пора, через которую проникают антерозоиды. Зигота, или ооспора, заключена в толстую оболочку и в зрелом состоянии имеет ярко-красную окраску.

У цилиндрокапсопсиса цикл развития более сложный, так как здесь сначала образуются одноклеточные половые растения. Процесс размножения начинается с того, что отдельные клетки покидают нить в результате желатинизации внешней клеточной стенки. В каждой такой клетке возникает по одной четырехжгу-

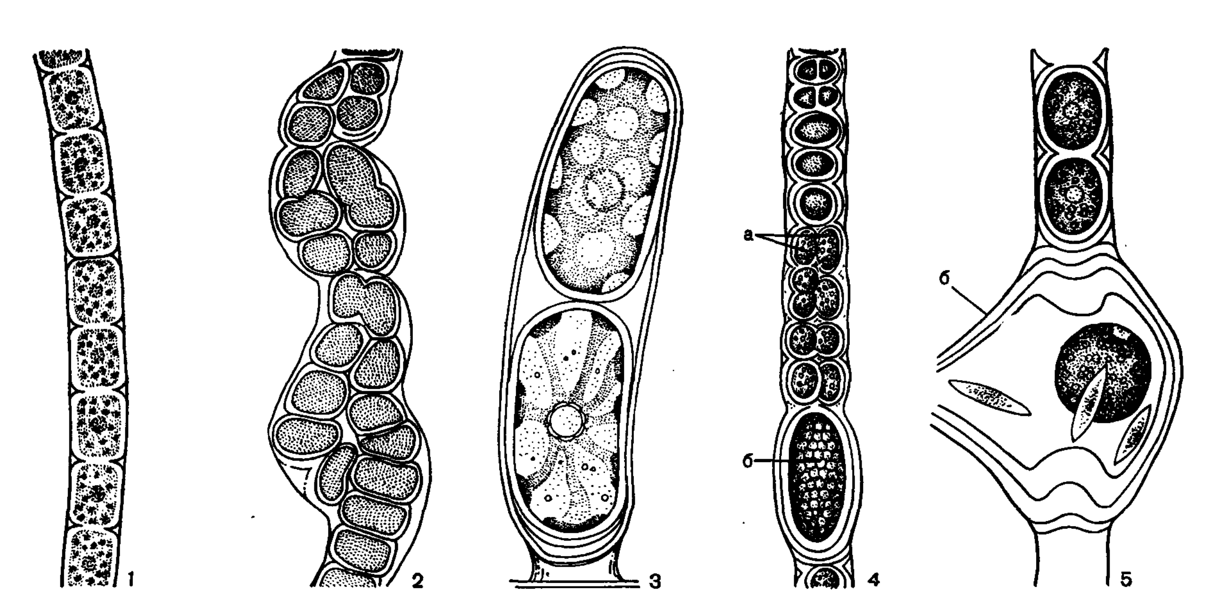


Рис. 227. Строение цилиндрокапсы (Cylindrocapsa):

1 — однорядный участок нити; *2* — многорядный участок той же нити; *3* — двухклеточный проросток (видно строение хлоропласта и центральный пиреноид); *4* — нить с антеридиями и оогонием; *5* — зрелый оогоний с яйцеклеткой и антерозоидами. *а* — антеридий, *б* — оогоний.

тиковой зооспоре. Через некоторое время зооспоры оседают на то же слоевище или на другие водоросли и преобразуются в одноклеточные женские и мужские половые растения. В дальнейшем женские растения превращаются в оогонии с одной яйцеклеткой. В мужских растениях содержимое делится с образованием дву-, четырехжгутиковых антерозоидов.

Род цилиндрокапса включает всего 4 или 5 видов, род цилиндрокапсопсис — один. Обычно их можно встретить в небольших пресных водоемах — прудах, болотах, медленно текущих ручьях, осушительных каналах. Некоторые виды растут на лугах в заболоченных местах, на возделываемых землях. Они никогда не образуют массовых скоплений и чистых зарослей и предпочитают расти среди других водорослей и цветковых растений. Отмечены цилиндрокапсовые по всему свету — в Северной Америке, Европе, Азии. Многие виды встречены в Индии и здесь лучше всего изучены.

Порядок цилиндрокапсовых был выделен сравнительно недавно, и многие альгологи до сих пор продолжают считать его семейством в порядке улотриксовых. Главным и единственным основанием для этого служит такое же, как у улотриксовых, нитчатое строение. Однако свойственные цилиндрокапсовым черты внутриклеточного строения, строения оболочек, размножения и развития у других улотриксовых не встречаются. Поэтому выделение их в самостоятельный порядок справедливо. Что касается происхождения порядка, то он, вероятно, берет начало непосредственно от одноклеточных подвижных форм, обладающих осевым хлоропластом и оогамным половым процессом, которые мы находим среди хламидомонадовых в порядке вольвоксовых.

ПОРЯДОК СХИЗОГОНИЕВЫЕ (SCHIZOGONIALES)

Схизогониевые, или празиолевые, — немногочисленная, но весьма своеобразная группа однорядно-нитчатых неразветвленных и пластинчатых зеленых водорослей, клетки которых содержат по одному осевому звездообразному хлоропласту с одним пиреноидом и по одному ядру. Однорядное нитчатое строение может сохраняться в течение всей жизни водоросли, а может на каком-то этапе преобразовываться. Когда в однорядной нити начинается деление клеток в двух направлениях, то образуются лентовидные однослойные пластины. Такое строение имеют представители рода *схизогониум* (Schizogonium, рис. 228, *1*). При дальнейшем росте в ширину образуются широкопластинчатые слоевища, характерные для рода *празиола* (Prasiola, рис. 228, *2*). В нити деление может происходить и в трех направлениях; в этом случае образуются многослойные цилиндрические формы, как, например, у представителей рода *розенвингиелла* (Rosenvingiella, рис. 228, *3*). Водоросли, обладающие только той или иной формой строения, можно встретить в природе как самостоятельно существующие, но, с другой стороны, много раз приходилось наблю-

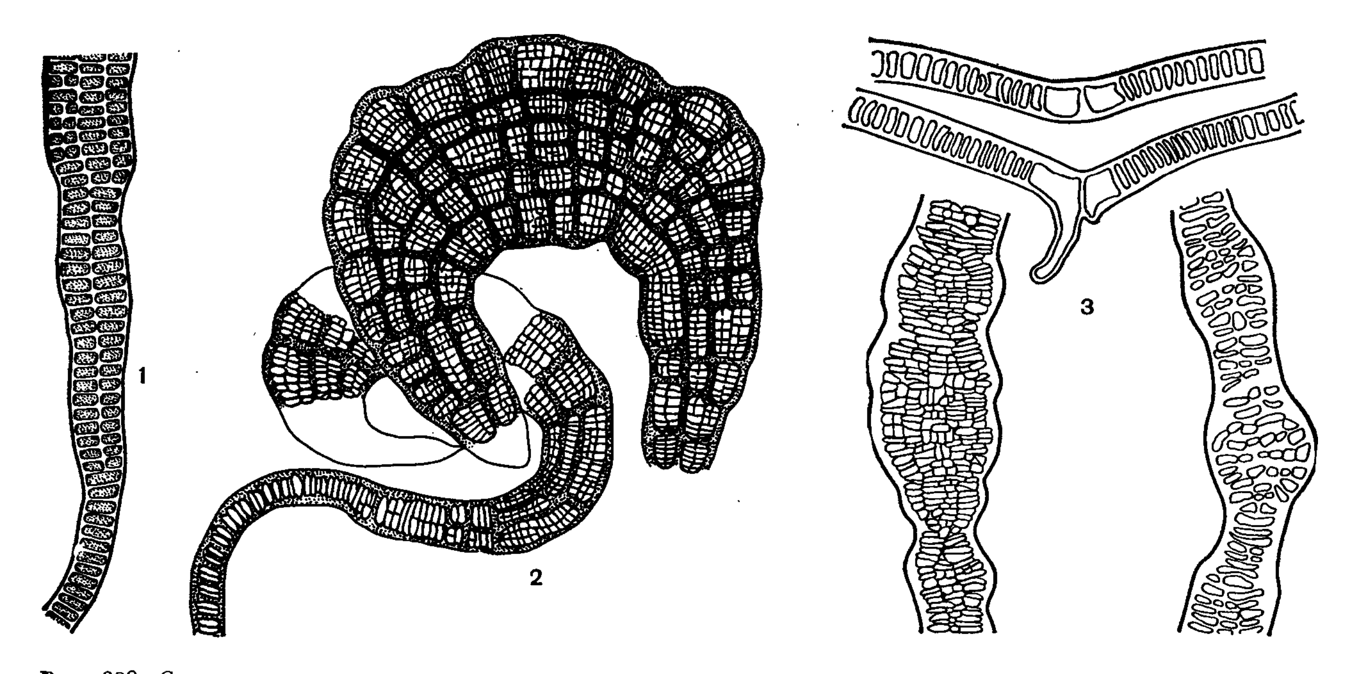


Рис. 228. Строение схизогониевых:
1 — часть нити Schizogonium; *2* — слоевище Prasiola; *3* — часть слоевища Rosenvingiella.

дать, что одна структура на определенной стадии развития переходит в другую — однорядная в лентовидную или плотноцилиндрическую и затем в пластинчатую. Вполне вероятно, что все эти водоросли представляют собой лишь стадии в индивидуальном развитии или формы роста одной водоросли.

Род празиола — наиболее широко распространенный и важный в порядке. Известно около 20 видов празиолы, которые обитают в самых разнообразных условиях. Пресноводные виды обычно растут в холодных водах. Их можно встретить в полярных областях и высоко в горах в небольших речках и источниках, где температура воды держится около 0 °С. Пресноводные виды не образуют густых зарослей и обычно не влияют на характер растительности. Исключение представляет *празиола японская*, которая растет в массовых количествах. Жители Японии используют ее в пищу. Наземные виды растут преимущественно там, где имеются в изобилии нитраты, поэтому они часто приурочены к местам скоплений морских птиц и млекопитающих, например к колониям пингвинов в Антарктиде. Эти виды образуют нередко огромные пласты. Они могут быть эпифитами, поселяясь на стволах деревьев в сообществе с другими водорослями. Так называемые морские виды празиолы по условиям жизни очень сходны с наземными. Они приурочены к зоне заплесков и брызг, особенно в местах птичьих базаров. На скалистых мысах они поднимаются на высоту 15—30 *м* над уровнем моря и выносят длительное и сильное высыхание. Географическое распространение празиол обычно характеризуется как космополитическое. Они обычны для холодных и умеренных широт, в тропической зоне отмечены лишь в высокогорных областях Америки.

Слоевище празиолы построено из мелких клеток и заключено в сильноразвитую общую обвертку, которая не разрушается даже в период размножения. Вегетативное размножение осуществляется фрагментами слоевища и акинетами. Многоклеточное слоевище празиолевых слабо дифференцировано, поэтому оно легко отделяет фрагменты, которые, разрастаясь, превращаются в новые растения. При образовании акинет клетки одеваются более толстой оболочкой, в них накапливаются запасные вещества. В таком виде клетки способны переносить неблагоприятные условия неопределенно долгое время. Когда акинета начинает прорастать, ее деление ведет к образованию или непосредственно нити нового растения, или апланоспор, которые уже дают начало нитчатым проросткам.

Для бесполого размножения служат лишенные жгутиков апланоспоры, которые образуются в любой вегетативной клетке слоевища. В каждой клетке формируется 1 или 2—4 апланоспоры. Они располагаются правильными группами, при этом однослойная пластина становится двух-, четырехслойной. Споры, так же как и гаметы, освобождаясь в результате разруше-

ния индивидуальных клеточных оболочек, не выходят в окружающую среду, а остаются некоторое время заключенными в общей для всего слоевища оболочке. При одновременном созревании спор вся верхняя часть слоевища празиолы принимает вид пузыря, наполненного спорами. Апланоспоры обычно прорастают без периода покоя, хотя способны переживать неблагоприятные условия.

Половой процесс празиолевых — оогамия. Женские гаметы крупные, неподвижные; мужские — более мелкие, двужгутиковые. При переходе к половому размножению часть клеток в верхней половине слоевища подвергается последовательному делению и дает начало многослойной половой ткани. В пределах этой ткани хорошо различаются темные и светлые участки, располагающиеся попарно и соответствующие скоплениям женских и мужских клеток. В каждой клетке образуется в конечном итоге по одной гамете. Зигота, как и апланоспоры, прорастает в пластинчатое слоевище. Гаметофит, вплоть до образования половых клеток, морфологически подобен спорофиту, поэтому цикл развития празиолы можно считать изоморфным. Своеобразие его заключается в необычном строении половой ткани.

О родственных связях и происхождении порядка известно очень немного. Внешнее сходство с пластинчатыми ульвовыми и с нитчатыми улотриксовыми заставляло многих специалистов объединять празиолевые с порядком Ulotrichales или Ulvales. Однако особенности их внутриклеточного строения и размножения с очевидностью свидетельствуют об обособленности порядка от остальных пластинчатых зеленых водорослей.

По организации слоевища, внутриклеточному строению, строению оболочек празиолевые обнаруживают много общего с цилиндрокапсовыми. Очевидно, формы с осевым хлоропластом образуют самостоятельную эволюционную ветвь в пределах пресноводных зеленых водорослей, которую можно проследить от одноклеточных форм через нитчатые цилиндрокапсовые к пластинчатым празиолевым.

КЛАСС СИФОНОВЫЕ (SIPHONOPHYCEAE)

К этому классу относятся те зеленые водоросли, которые, в отличие от других представителей отдела, не имеют клеточного строения. Их крупное, сложно устроенное, часто даже причудливое по форме слоевище представляет собой одну гигантскую «клетку» или, реже, разделено на участки (сегменты) своеобразными перегородками и содержит одно или множество ядер (у представителей, имеющих перегородки, отдельные сегменты всегда многоядерные). Неклеточное строение этих водорослей называют сифонным. Несмотря на отсутствие клеточных стенок, они, собственно, уже не одноклеточные организмы, скорее их слоевище — это комплекс не вполне разделившихся клеток. Особенно справедливо это для многоядерных представителей класса, так как умножение ядер можно рассматривать как результат незаконченного процесса клеточного деления, когда ядро делится, а цитоплазма остается неразделенной.

Внутреннее строение сифоновых характеризуется наличием центральной вакуоли и пристенного слоя цитоплазмы. В цитоплазме, кроме одного или нескольких ядер, содержится также один или несколько хлоропластов. Многочисленные хлоропласты обладают дисковидной или веретеновидной формой; когда хлоропласт один, он имеет сетчатое строение. Принципиальных различий между тем и другим типом хлоропластов нет, поскольку сетчатый хлоропласт образовался, по-видимому, из многих мелких хлоропластов в результате их соединения друг с другом.

В хлоропластах, кроме обычных для зеленых водорослей пигментов, содержатся еще два специфических из групп каротиноидов — сифонеин и сифоноксантин.

Сифоновые — группа чрезвычайно древняя, возникшая ранее многих других зеленых водорослей. Общее количество живущих в настоящее время видов сравнительно невелико, не более 400—500. Свыше 90% всех современных сифоновых — морские организмы. Лишь некоторые представители высокоорганизованных семейств проникли в пресные воды и расселились в них. Сифоновые приурочены к тропическим морям, и только некоторые виды проникают в моря умеренной зоны.

Класс состоит из трех порядков. Каждый из них представляет самостоятельную, достаточно хорошо очерченную эволюционную линию, но все они имеют общее происхождение от морских одноклеточных форм, в настоящее время вымерших, и принципиально отличаются от остальных зеленых водорослей.

ПОРЯДОК СИФОНОВЫЕ (SIPHONALES)

Слоевище водорослей этого порядка лишено перегородок, только в основании ветвей и изредка гаметангиев возникают своеобразные пробки. В пристенном слое цитоплазмы содержатся многочисленные ядра и хлоропласты с пиреноидами или без них.

Чтобы познакомиться со строением и биологией водорослей этого порядка, рассмотрим несколько наиболее характерных представителей трех различных семейств.

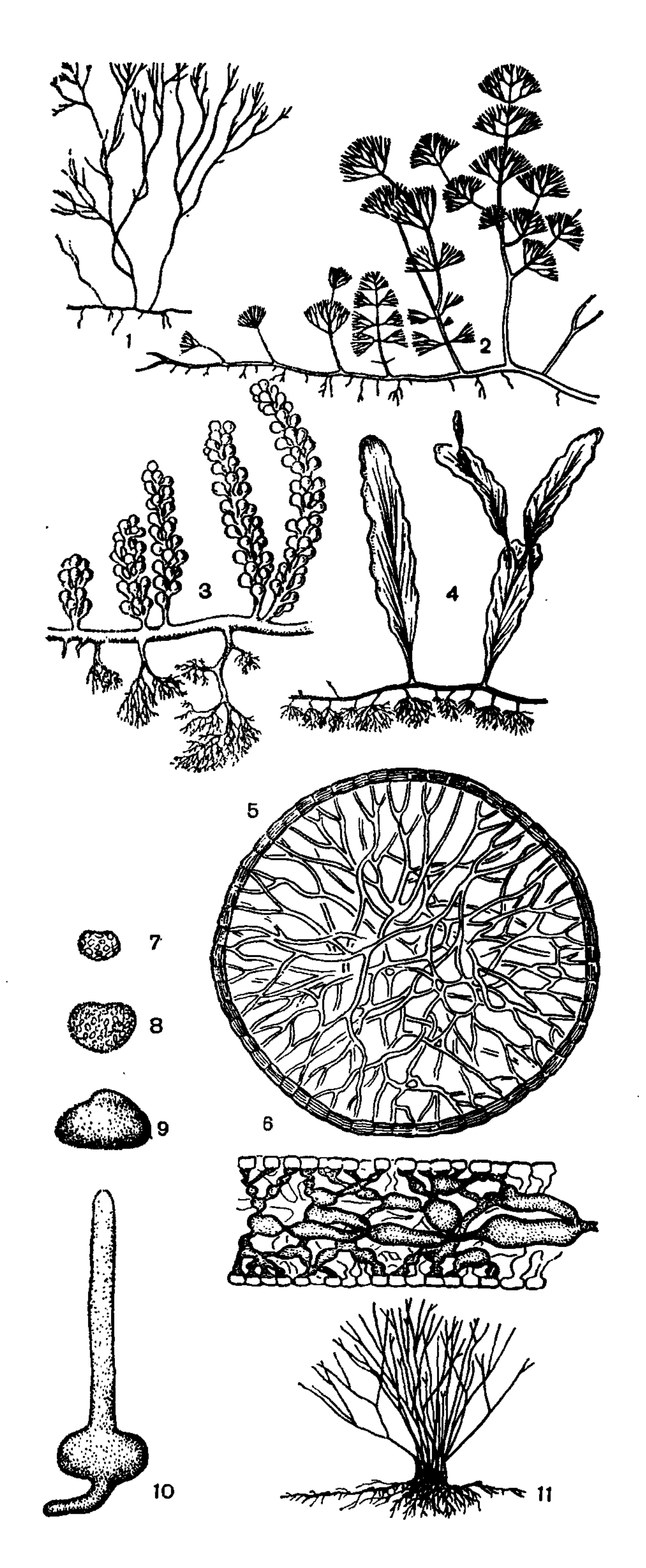


Рис. 229. Строение каулерповых:

1—5 — Caulerpa (*1—4* — различные типы строения вертикальных ветвей, *5* — «внутренний скелет» ризома на поперечном срезе); *6* — продольный срез слоевища Halimeda; *7—11* — ранние стадии развития Udotea.

Семейство каулерповые (Caulerpaceae)

Многим известна водоросль *каулерпа* (Caulerpa)—типичный представитель семейства каулерповых (Caulerpaceae). Этот обширный род (около 60 видов) весьма характерен для флоры тропических морей. Лишь немногие виды заходят в субтропические широты, и среди них распространенная в Средиземном море *каулерпа прорастающая* (C. prolifera). Крупные стелющиеся растения каулерпы часто покрывают большие пространства морского дна. Поселяясь обычно на различных твердых грунтах — камнях, скалистых рифах, мертвых кораллах, каулерпа благодаря своему стелющемуся слоевищу и наличию многих ризоидов неплохо чувствует себя также на песчаных и илистых грунтах. Излюбленным местообитанием видов каулерпы является мелководье с более или менее спокойной водой, в удалении от постоянного прибоя, например лагуны, защищенные от действия прибоя коралловыми рифами.

Все каулерпы построены по одному плану. Ползучие, распростертые на грунте части слоевища, или р и з о м ы, имеют вид цилиндрических сифонов. Ризомы весьма напоминают столоны некоторых наземных растений. Они тянутся в длину на десятки сантиметров, разветвляются и отчленяют через определенные интервалы вниз ризоиды и вверх вертикальные побеги. Ризоидов много, на конце они сильно и многократно ветвятся и тем самым обеспечивают плотное прикрепление растения к любому субстрату. Вертикальные побеги выполняют роль ассимиляторов. В них сосредоточены хлоропласты и происходит процесс фотосинтеза. Если ризомы и ризоиды у разных видов почти не отличаются по морфологии, то строение ассимиляционных ветвей достигает большого разнообразия и сложности и служит хорошим признаком для разграничения видов (рис. 229, *1—4*). Они могут быть цилиндрическими, подобно ризомам, или уплощенными до листовидных. У большинства видов они снабжены многочисленными боковыми выростами разнообразной формы — серповидными, щитковидными, кеглевидными, метельчатыми и т. п.

Специфическим свойством каулерповых является образование внутреннего скелета. Во всех частях растения через полость сифона проходят особые переплетающиеся тяжи, которые ориентированы радиально или перпендикулярно поверхности (рис. 229, *5*). Это отчетливо видно на поперечных срезах через слоевище. Они образуются в цитоплазме близ вершины ветвей. Первоначально они могут быть свободными на обоих концах, но нередко уже в момент возникновения связаны со стенками слоевища. Очень тонкие вначале, они быстро утолщаются

и становятся слоистыми подобно общей оболочке растений. Функция внутреннего скелета остается неясной. Не исключено, что он играет какую-то роль в минеральном питании каулерпы. Стенки слоевища состоят из каллозы, кроме того, в них можно обнаружить пектиновые вещества. Отсутствие целлюлозы отличает каулерпу, как и все семейство каулерповых, от остальных водорослей порядка.

Кроме зеленых хлоропластов, для каулерповых характерно наличие бесцветных пластид, или лейкопластов, которые участвуют в процессе накопления крахмала. У всех других водорослей порядка найдены только хлоропласты.

Вегетативное размножение занимает заметное место в жизни этих водорослей: отломившиеся части растений, попадая в новые места, легко прикрепляются к субстрату и разрастаются.

Бесполое размножение у каулерповых отсутствует, по-видимому, оно было утрачено у современных форм в процессе эволюции. Половое размножение — анизогамия — характеризуется рядом особенностей, отличающих каулерповых от других семейств порядка. Во-первых, у каулерпы нет специальных органов размножения — гаметангиев. Гаметы образуются непосредственно в ассимиляционных нитях в любой их части. На отдельных участках цитоплазма сгущается, приобретает темно-зеленую окраску, затем сетчатое строение и наконец делится с образованием одноядерных гамет. Какие-либо перегородки, отделяющие место образования гамет, отсутствуют. Такое размножение называют голокарпией. Для выхода гамет на поверхность слоевища образуются довольно длинные выросты — папиллы; гаметы освобождаются в результате разрыва оболочки на вершинах папилл.

Долгое время считали, что семейство состоит всего из одного рода каулерпа. Но теперь, когда подробнее изучено строение и размножение других сифоновых, установлено, что к нему принадлежит еще несколько родов, которые раньше относили к семейству кодиевых. Из них следует упомянуть роды *удотея* (Udotea) и *халимеда* (Halimeda).

В отличие от каулерпы вертикальные ветви у них тесно переплетаются (рис. 229, *6*), в результате чего формируется псевдопаренхимное слоевище с определенной и довольно сложной морфологией.

Виды удотеи характеризуются вееровидным слоевищем различной формы (табл. 32, *1*) с ризомами в основании. Представители тропических видов этого рода более или менее сильно пропитаны известью. Интересно, что в пределах рода удотея можно проследить переход от форм со свободными ветвями к формам псевдопаренхимного строения.

Наиболее сложным строением характеризуется халимеда, у которой слоевище состоит из множества вееровидных сегментов, сильно пропитанных известью (табл. 33, *2*). Около 25 видов этого рода известны из тропических и субтропических морей. Многие из них играют большую роль в формировании коралловых рифов.

Если рассмотреть ранние стадии развития халимеды и удотеи (рис. 229, *7—11*), то бросается в глаза родство всех сифоновых водорослей. Вначале зигота растет, оставаясь какое-то время одноядерной. Затем, на более поздней стадии, она претерпевает ряд цитологических и морфологических изменений. Одно крупное ядро делится, некоторые хлоропласты теряют свой крахмал и превращаются в лейкопласты, вся структура вытягивается в вертикальный сифон с первичным ризоидом в основании. Следующая стадия имеет разнонитчатое строение. И только на самых поздних стадиях развития происходит переплетение и смыкание вертикальных нитей.

Семейство бриопсидовые (Bryopsidaceae)

Это семейство охватывает четыре рода, тесно связанные между собой.

Род *дербезия* (Derbesia) включает нитчатые водоросли, распространенные не только в тропических, но и в умеренных морях. Слоевище их состоит из стелющихся и вертикальных разветвленных нитей. В месте отхождения ветвей, так же как и в основании спорангиев, образуются своеобразные перегородки. Они могут быть простыми или двойными, и тогда между ними остается короткий сегмент с хлоропластами и ядрами. Вегетативное размножение, кроме фрагментации, заключается в образовании на вершине ветвей своеобразных выводковых почек, которые, отделяясь, превращаются в новые растения. Для бесполого размножения служат зооспоры (изредка апланоспоры). Это крупные шаровидные клетки с венцом жгутиков на переднем конце (рис. 230, *2—3*), содержащие несколько ядер и хлоропластов. При их образовании обычные вегетативные веточки меняют свою форму на шаровидную или грушевидную, и, отделяясь от слоевища перегородкой, превращаются в спорангии.

Споры выходят из спорангиев через отверстие в их стенке и без периода покоя прорастают. Полового размножения нет.

Род *халицистис* (Halicystis) представлен несколькими видами, которые всегда растут на известковых красных водорослях типа литотамнион. Когда халицистис начинает прорастать, вначале образуются разветвленные нити, стелющиеся на поверхности субстрата. Позднее они проникают внутрь известковых

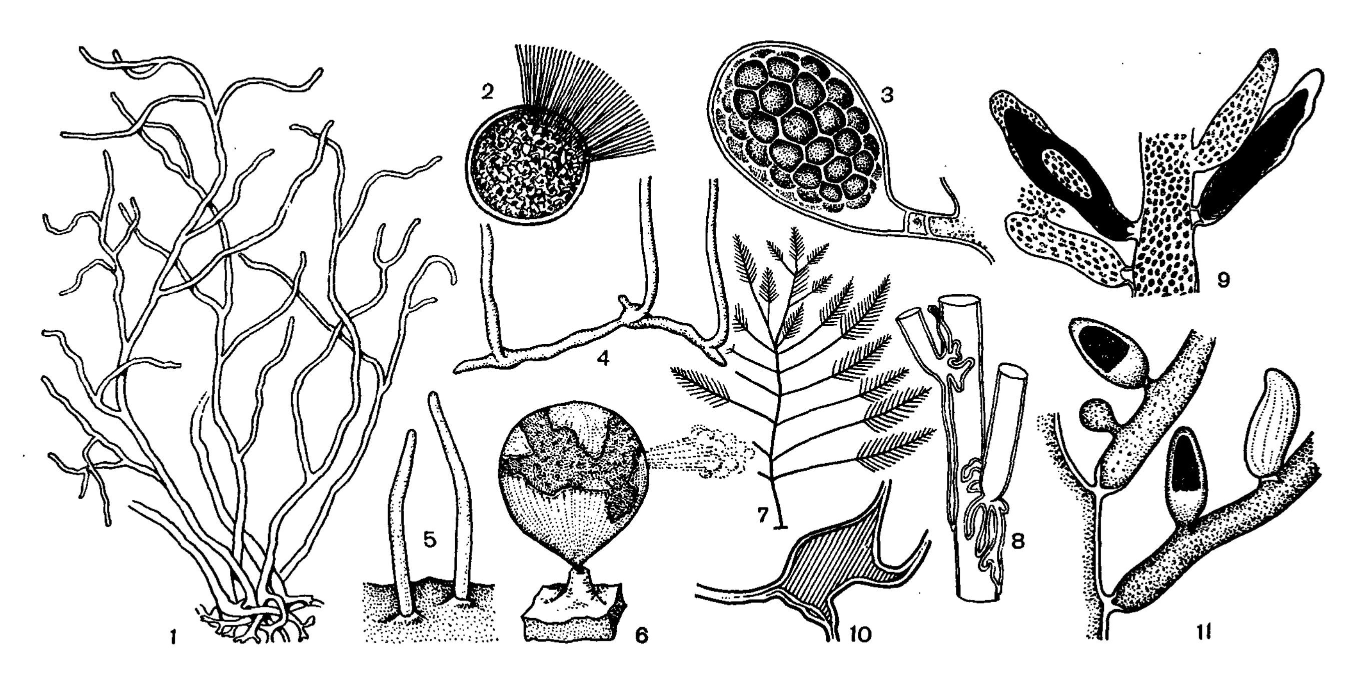


Рис. 230. Строение бриопсидовых:

1—3 — Derbesia (*1* — внешний вид слоевища, *2* — зооспора, *3* — зооспорангий); *4—6* — Halicystis (*4* — первичные нити, *5* — молодые вертикальные нити, *6* — зрелый пузырь); *7—10* — Bryopsis (*7* — веточка, *8* — ризоиды в основании веточек, *9* — часть слоевища с гаметангиями, *10* — перегородка в основании гаметангия в продольном сечении); *11* — часть слоевища Pseudobriopsis с гаметангиями.

водорослей, образуя короткие вертикальные побеги, на концах которых формируются пузыри диаметром до 3 *см* (рис. 230, *4—6*). Таким образом, слоевище халицистиса не просто пузырь. В основе его строения лежит та же система разветвленных нитей, которая свойственна дербезии, так что принципиальной разницы между этими родами нет. Пузыри же есть не что иное, как видоизмененные вертикальные ветви. Их образование, вероятно, связано со «сверлящим» образом жизни этих водорослей.

Вегетативное размножение халицистисов происходит путем образования дополнительных пузырей на одном ризоме или нескольких новых пузырей на одном старом. Пузыри легко отделяются от слоевища, сохраняя при этом тургор и способность к размножению.

Кроме вегетативного, известно и половое размножение — анизогамия. Гаметы образуются в верхней части пузырей в результате преобразования и деления участков цитоплазмы, которые отделяются от остальной части их лишь тонким цитоплазматическим слоем. Гаметы выходят под давлением через несколько отверстий. Один и тот же пузырь плодоносит обычно несколько раз. Бесполого размножения нет.

В настоящее время установлено, что халицистис и дербезия представляют собой разные формы развития одного жизненного цикла, причем размножающаяся зооспорами дербезия является спорофитом, а половые растения халицистиса — гаметофитами. Однако правильная смена гаметофита и спорофита у этих водорослей необязательна и каждая форма развития способна к длительному самостоятельному воспроизведению.

В природе известно намного больше видов дербезии, чем халицистиса; при этом первых можно встретить в тех районах, где вторые никогда не встречаются.

Род *бриопсис* (Bryopsis) также имеет спорофитную стадию типа дербезии. Основную часть слоевища бриопсиса составляет система вертикальных ветвей, тогда как стелющаяся часть развита в меньшей мере и присутствует в виде ризомов или всего лишь развитых ризоидов. В вертикальной части различается главная ось, покрытая ветвями первого и второго порядков. У одних видов слоевища перисто-разветвленные (рис. 230, *7*), т. е. ветви у них располагаются супротивно и в одной плоскости; при этом верхние короче нижних. Все это делает растение похожим на перо птицы. У других ветви на слоевище располагаются вокруг всей оси радиально и тогда имеют метельчатое строение. В основании ветвей могут образовываться дополнительные ризоиды, которые в начальной стадии своего развития выглядят как короткие отростки, при сильном же развитии почти сплошь покрывают главную ось (рис. 230, *8*).

В месте образования ветвей наблюдаются перетяжки, ветви здесь сужаются и внутренняя часть оболочек утолщается. С поверхности эти утолщения можно принять за перегородки, на самом же деле они не отделяют ветвей, и все растение бриопсиса содержит одну центральную вакуолю, ограниченную пристенным слоем цитоплазмы.

Стелющиеся нити бриопсиса, или ризомы, служат для переживания неблагоприятных условий и могут быть многолетними, тогда как вертикальная часть существует только в определенный сезон. В основании вертикальных ветвей постоянно возникают новые ризомы, которые, в свою очередь, опять дают прямостоячие ветви. Благодаря этому бриопсис растет дерниной. Обычный способ вегетативного размножения заключается в том, что веточки отделяются от растений и укореняются при помощи ризоидов, образующихся в их основании.

Половой процесс — анизогамия, как и у других сифоновых. Гаметы образуются в конечных веточках, которые, перед тем как стать гаметангиями, не меняя формы, отделяются перегородкой от остального слоевища. Перегородки образуются как внутренние кольцеобразные утолщения боковой стенки в основании веточек. Эти утолщения, разбухая, оставляют в середине лишь узкий тяж протоплазмы, но постепенно и этот тяж прерывается, так как цитоплазма веточки и главной оси одевается собственной оболочкой, а первоначальное утолщение остается как студневидная пробка между этими оболочками. Выход гамет осуществляется в результате ослизнения и растворения оболочки на вершине веточки или через боковое отверстие в боковой стенке.

Таким образом, у бриопсиса мы видим уже специализированные органы полового размножения, но, поскольку они сохраняют ту же морфологию, что и вегетативные веточки, можно считать, что дифференциация гаметангиев здесь еще не закончена.

Зигота прорастает без периода покоя. Во многих случаях при прорастании вновь формируются растения бриопсиса, размножающиеся половым путем, но у некоторых видов обнаружена смена форм развития. У них зигота прорастает в нитчатое слоевище, ничем не отличающееся от дербезии и размножающееся сходными зооспорами. Зооспоры, в свою очередь, развиваются в половые растения бриопсиса. Иными словами, в этой группе водорослей наблюдается интересное явление. Разные роды — халицистис и бриопсис — имеют одну и ту же спорофитную стадию дербезии, с той лишь разницей, что у халицистиса смена гаметофита и спорофита происходит более регулярно и часто, тогда как у бриопсиса это случается реже и большинство видов этого рода размножается только половым путем.

Род *псевдобриопсис* (Pseudobryopsis) обладает наиболее высокой организацией в семействе. По строению и внешнему виду он очень сходен с бриопсисом, но отличается наличием перегородок в основании вегетативных веточек и более дифференцированными гаметангиями. Веточки, в которых образуются гаметы, видоизменяются, приобретая урновидную или грушевидную форму. Освобождаются гаметы через верхушечную пору (рис. 230, *11*).

Семейство кодиевые (Codiaceae)

Семейство кодиевых содержит только один род *кодиум* (Codium), насчитывающий в настоящее время около 50 видов (табл. 31,*4*; 32, *6*; 33, *1*). Будучи характерными для флоры субтропических морей, они встречаются и в умеренных широтах, проникая в холодные воды северного и южного полушарий. *Кодиум хрупкий* (C. fragile) найден в Норвегии; другой вид — *кодиум Риттера* (C. ritteri)—обильно развивается на Командорских островах. В южном полушарии кодиумы доходят до субантарктических районов. Чаще всего их можно встретить на глубине 50—230 *м* и глубже, но некоторые виды выходят на литораль. Они предпочитают чистые воды и поселяются на различных твердых грунтах.

Слоевище кодиума обычно небольших размеров, длиной 5—30 *см*, но есть крупные виды, как, например, *кодиум большой* (C. magnum), длиной до 8 *м*. Темно-зеленое губчатое слоевище имеет псевдопаренхимное строение. Оно состоит из множества более или менее плотно переплетенных неклеточных нитей. По форме слоевищ можно выделить две группы видов. Одни имеют распростертое слоевище, шаровидное или подушковидное; другие — вертикальное, цилиндрическое или сдавленное, обильно разветвленное. Для прикрепления растений служат ризоиды.

Принцип анатомического строения кодиума легко понять, глядя на продольный срез через слоевище (рис. 231, *1*). В нем можно различить две зоны. Внутренняя образована пучком относительно тонких, бесцветных, более или менее густо разветвленных нитей. От нитей, расположенных по периферии пучка, отчленяются широкие и короткие пузыри, или у т р и к у л ы. Они располагаются таким образом, что окружают внутренний пучок бесцветных нитей, образуя поверхностный, или коровой, слой слоевища. Пузыри окрашены и выполняют ассимиляционную роль. Если внутренние нити у всех видов весьма сходны, то строение пузырей (их форма, размеры, очертания оболочек на вершине и т. п.) различно и служит одним из ос-

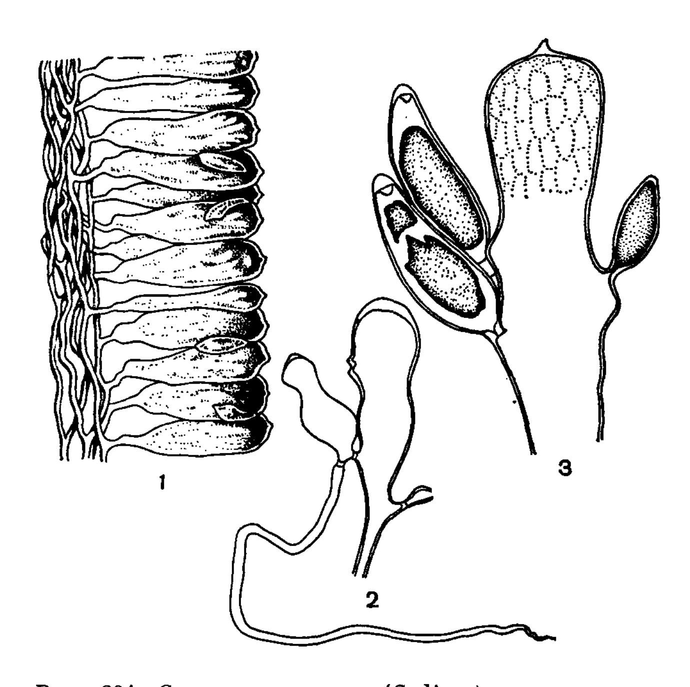


Рис. 231. Строение кодиума (Codium):

1 — часть продольного среза через слоевище; *2* — пузырь с дополнительным пузырьком; *3* — пузырь с гаметангиями.

новных видовых признаков. В верхней части пузырей отходят бесцветные, длинные, легко отпадающие волоски, значение которых неясно. Если волоски развиваются обильно, все растение приобретает опушенный вид.

Рост слоевища в длину обусловлен апикальным вытягиванием центральных нитей. Образование новых пузырей среди уже существующих не только ведет к более плотному их расположению, но и представляет собой форму интеркалярного роста слоевища. У стелющихся подушковидных форм этот способ роста преобладает.

Многочисленные мелкие хлоропласты лишены пиреноидов. Лейкопласты отсутствуют. Оболочки кодиума состоят из каллозо-пектиновых веществ, но, в отличие от каулерповых, в них обнаружено небольшое количество целлюлозы.

Известно, что кодиум размножается вегетативным и половым путем. Вегетативное размножение широко распространено и происходит посредством фрагментации или образования нескольких слоевищ от одного основания. Кроме того, для кодиума характерно образование специальных дополнительных пузырьков с ризоидом в основании, которые, отделяясь и укореняясь, дают начало новым растениям. Бесполое размножение неизвестно; вероятно, у этого рода оно полностью утеряно в процессе эволюции.

Гаметы у кодиума двужгутиковые, грушевидные. Женские гаметы содержат многочисленные хлоропласты с пиреноидами; мужские — всего 1—3 хлоропласта, лишенные пиреноидов. Половой процесс, как правило, анизогамия. Дифференцированные гаметангии образуются как боковые выросты грушевидной формы на пузырях и отделяются от них специальными слизистыми перегородками, как у бриопсиса. Когда гаметы созревают, оболочка на вершине гаметангия разрывается, и гаметы выходят в окружающую среду. Зигота прорастает обычно без периода покоя. Новое поколение опять дает гаметы, и цикл развития завершается.

Изучение рода кодиум показывает, что семейство кодиевых, будучи очень близким к бриопсидовым, представляет по сравнению с ними более высокоорганизованную и специализированную группу. Более высокая организация проявляется в псевдопаренхимном строении, в наличии дифференцированных органов размножения и в полной утрате бесполого размножения. В настоящее время бриопсидовые и кодиевые рассматриваются как отдельные семейства, но их отличия говорят лишь о большей примитивности первых и эволюционной продвинутости вторых, принципиальных же различий между ними нет. Оба семейства представляют собой единую в пределах порядка ветвь эволюции, отличную от каулерповых и, по-видимому, более молодую по сравнению с ними.

ПОРЯДОК ДАЗИКЛАДОВЫЕ (DASYCLADALES)

Дазикладовые образуют хорошо очерченную естественную группу морских водорослей, насчитывающую около 10 родов. Их слоевище, представляющее собой одну гигантскую клетку, имеет весьма сложную морфологию. В основе их организации лежит радиальная симметрия. У всех дазикладовых слоевище состоит из неразветвленной центральной оси, покрытой мутовками коротких ветвей и прикрепляющейся к субстрату системой разветвленных ризоидов. За редкими исключениями, для этих водорослей характерно более или менее полное обызвествление стенок слоевища. В отличие от других водорослей класса сифоновых слоевище у дазикладовых одноядерное. В вегетативном состоянии ядро располагается в ризоидах. Перед гаметообразованием первичное ядро подвергается многочисленным делениям и дочерние ядра мигрируют в развивающиеся гаметангии. Хлоропласты многочисленные, дисковидные или эллипсоидные; пиреноид есть или отсутствует.

Среди современных форм наименее специализированной структурой обладают представители рода *дазикладус* (Dasycladus, рис. 232, *1—3*). Центральная ось у этих водорослей, имеющая вид

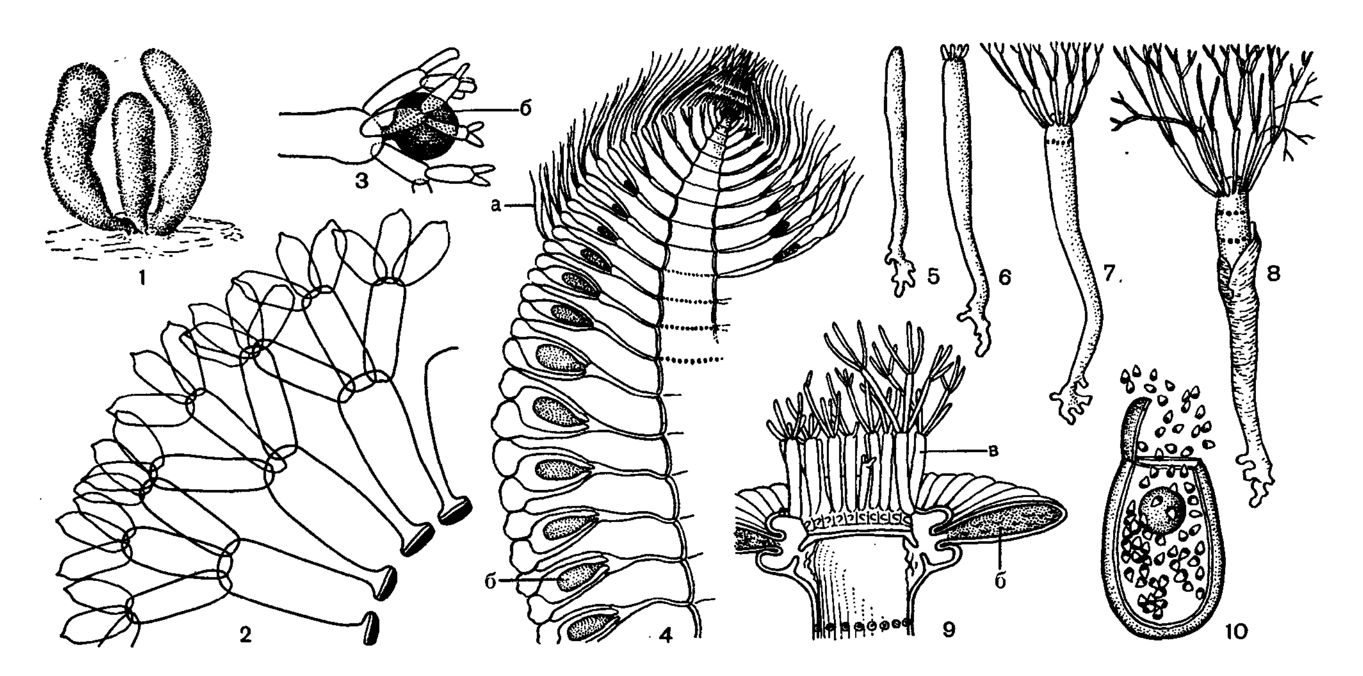


Рис. 232. Строение дазикладовых:

1—3 — Dasycladus (*1* — внешний вид слоевища, *2* — часть поперечного среза через слоевище, *3* — вершина веточки с гаметангием); *4* — продольный срез через вершину веточки Neomeris; *5—10* — Acetabularia (*5—8* — ранние стадии развития, *9* — продольный срез через зонтик, *10* — выход гамет из зрелой цисты). *а* — волосок, *б* — гаметангий, *в* — стерильные побеги.

узкого пузыря длиной до 5 *см*, на всем протяжении, кроме самого основания, густо покрыта мутовками из 10—15 ветвей. Каждая ветвь, в свою очередь, разветвляется дважды или трижды. Веточки второго и третьего порядков располагаются также мутовкой на вершине предыдущего сегмента и постепенно утончаются (рис. 232, *2*). В месте отхождения каждой ветви наблюдается заметное сжатие стенок слоевища, однако перегородок никогда не образуется и между сегментами остается связь в виде узкого протоплазматического тяжа. Перегородки в виде специальных пробок образуются только в месте отпадения ветвей и в основании гаметангиев. Наиболее характерной чертой в строении дазикладуса является то, что конечные боковые веточки слоевища не срастаются, а остаются свободными.

У представителей рода *неомерис* (Neomeris) иная, более сложная структура, для них характерно более сильное обызвествление. Густо расположенные мутовки образованы здесь ветвями двух порядков. Конечные веточки к вершине расширяются и плотно соприкасаются друг с другом, образуя подобие однослойной псевдопаренхимной коры (рис. 232, *4*). Каждая конечная веточка несет один неразветвленный волосок.

И наконец, третий тип строения представлен родом *ацетабулярия* (Acetabularia). Это одна из широко известных водорослей, ставшая классическим объектом самых разнообразных исследований, со своеобразной формой слоевища, напоминающей зонтик. В стерильном состоянии растения ацетабулярии построены по типу центрального цилиндра с одной или несколькими мутовками неоднократно разветвленных сегментов. Зрелое слоевище имеет форму зонтика, лучи которого образованы крупными гаметангиями, сросшимися друг с другом или расположенными свободно (табл. 32, *2*).

Ранние стадии развития всех дазикладовых весьма сходны (рис. 232, *5—8*). При прорастании зиготы образуется система разветвленных ризоидов и вертикальная неразветвленная ось. На вершине этой оси постепенно образуется первая мутовка боковых сегментов. К концу сезона роста вертикальная часть слоевища отмирает и на неблагоприятное время года остается лишь многолетняя ризоидная система. На второй год из ризоидов вырастает снова одна или несколько стерильных осей с мутовками боковых ветвей. Этот процесс может повторяться несколько сезонов, пока не наступит время плодоношения. Тогда образуются фертильные (плодоносные) побеги, которые заметно отличаются от вегетативных. Фертильные побеги очень специфичны, поэтому на особенностях их строения и основывается систематика родов и даже видов. Интересно, что молодые стадии развития современных дазикладовых повторяют признаки древних предковых форм.



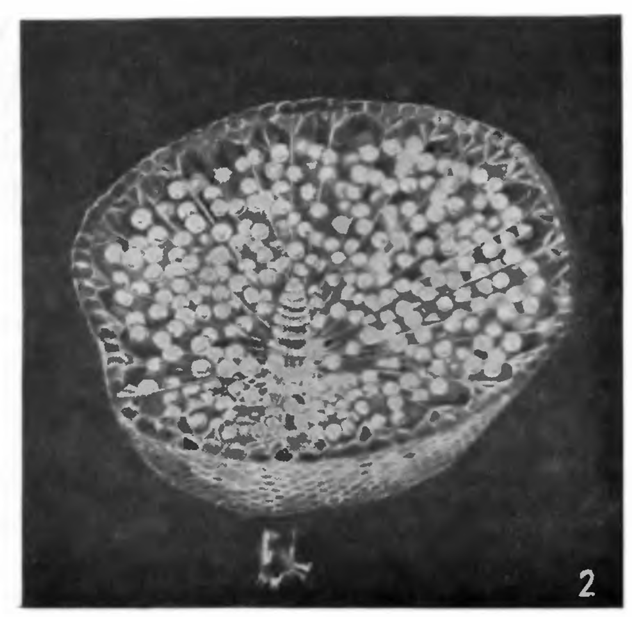


Рис. 233. Строение дазикладовых. Внешний вид (*1*) и срез через слоевище (*2*) Bornetella.

У современных представителей порядка известно только половое размножение. Половой процесс — изогамия. Гаметы образуются в специальных гаметангиях. У большинства дазикладовых гаметангии возникают как шаровидные выросты на вершине или сбоку ветвей первого порядка и соответствуют видоизмененным ветвям второго порядка (рис. 232, *3*, *4*). У ацетабулярии гаметангии образуются на коротких сегментах первого порядка как специальные выросты (рис. 232, *9*). Внутри гаметангия образуются толстостенные многоядерные цисты со специальной крышечкой (рис. 232, *10*). Зрелые цисты содержат множество гамет. При разрушении стенок гаметангия цисты выходят во внешнюю среду и уже здесь из них высвобождаются гаметы. Цисты, а не зиготы могут служить покоящимися стадиями. Существует мнение, что образование цист связано с обызвествлением слоевища. У некоторых лишенных извести родов их нет и гаметы образуются непосредственно в гаметангиях.

Благодаря способности дазикладовых к более или менее полному обызвествлению оболочек сохранилось достаточно много ископаемых остатков этих водорослей, по которым сейчас в какой-то мере можно проследить их эволюцию (табл. 34). Оказывается, это одна из самых древних групп водорослей, пережившая расцвет в отдаленные геологические эпохи и сохранившаяся в настоящее время в остаточной форме. Известно более 60 вымерших родов. Самый древний представитель известен в раннем палеозое. Расцвет группы происходил в позднем палеозое и мезозое; к позднему мезозою их развитие уже идет на спад. Примитивное строение палеозойских форм характеризуется тем, что боковые выросты еще не разветвлены и располагаются на оси по спирали. К концу палеозоя — началу мезозоя появляется мутовчатое расположение боковых ветвей, при этом они приобретают способность к неоднократному ветвлению. Эти признаки сохраняются до настоящего времени. В эволюции вегетативной структуры можно проследить три линии, которые заканчиваются разными типами строения современных форм. В первой линии боковые ветви располагаются свободно и так называемая кора отсутствует (тип дазикладуса). Вторая линия характеризуется образованием «коры». У древних форм из этой линии развития кора образуется смыканием раздутых вершин неразветвленных боковых выростов; у современных — в результате слияния концов ветвей второго порядка (тип неомериса, рис. 233). Третья линия, к которой принадлежит группа ацетабулярии, представляет собой сравнительно недавнюю модификацию, которая заключается в том, что в зрелом состоянии система ветвей редуцируется, остается только диск из гаметангиев.

У ранних ископаемых форм цисты образовывались непосредственно в главной оси слоевища, специальные гаметангии еще отсутствовали. Следующая ступень развития — образование цист в боковых ветвях с неизмененной морфологией. Этот тип встречается уже у палео-

зойских форм, но наиболее широко представлен в мезозое. У более поздних форм можно встретить специальные гаметангии, которые представляют собой видоизмененные ветви второго, редко третьего порядка.

Дазикладовые — типичные морские обитатели. Их можно встретить на коралловых рифах, на песчано-каменистом грунте, вблизи мангровых зарослей. Они обычны для литорали и верхних горизонтов сублиторали, но растут и на большой глубине — до 50—70 *м*. Ископаемые формы найдены на территории, которая сейчас находится в широтах с умеренным климатом. Здесь открыты крупные отложения дазикладовых, такие, как, например, доломиты в Европе.

ПОРЯДОК СИФОНОКЛАДОВЫЕ (SIPHONOCLADALES)

У сифонокладовых, в отличие от других водорослей класса, сифонное неклеточное слоевище рано или поздно делится на многоядерные участки, или сегменты, и приобретает вид многоклеточного растения. Однако, несмотря на это, сифонокладовые проявляют гораздо больше сходства с водорослями сифонового комплекса, чем с остальными зелеными водорослями. Во-первых, образование перегородок наступает у них на более или менее поздней стадии развития, и они достаточно долго вегетируют в форме неклеточного пузыря. Во-вторых, сегменты, образовавшиеся в результате деления,— это не собственно клетки, а вторичные многоядерные образования. В-третьих, и это самое главное, образование перегородок не имеет ничего общего с клеточным делением других водорослей. Оно известно как с е г р е г а т и в н о е д е л е н и е. Протоплазма, сжимаясь, распадается на отдельные многоядерные участки различной формы и размера, которые округляются и одеваются собственной оболочкой. По мере роста сформированных участков они приходят в соприкосновение, оболочки их смыкаются и процесс деления заканчивается (рис. 234, *5—8*). Самой характерной чертой этого типа деления является полная независимость образования перегородок от деления ядер, тогда как у других водорослей обычное клеточное деление начинается с деления ядра.

Внутреннее строение слоевища сифонокладовых как на стадии первичного пузыря, так и у взрослых растений весьма сходно с сифоновыми. Под оболочкой находится тонкий слой цитоплазмы с сетчатым хлоропластом, под ним — слой цитоплазмы с множеством мелких ядер, в центре располагается вакуоля. Отличие заключается в строении хлоропласта. Сетчатый хлоропласт состоит из множества многоугольных или дисковидных участков, соединенных тонкими тяжами. Из двух своеобразных пигментов, характерных для класса сифоновых, у сифонокладовых присутствует один — сифоноксантин. Размножение — там, где оно изучено,—половое и бесполое с изоморфной сменой форм развития. Специальные органы размножения отсутствуют. Гаметы и споры образуются в любом из сегментов и выходят через одно или несколько отверстий.

Сифонокладовые — морские обитатели, за исключением кладофоровых, которые проникли из моря в пресные воды и широко в них расселились. Наиболее примитивные члены порядка приурочены к тропикам, тогда как более высокоорганизованные постепенно выходят за пределы тропической зоны в умеренные моря, и, наконец, самое высокоорганизованное семейство — кладофоровых — распространено вплоть до Арктики.

Порядок включает несколько семейств, различающихся строением слоевища.

Семейство *валониевых* (Valoniaceae) включает роды *валония* (Valonia) и *диктиосферия* (Dictyosphaeria), встречающиеся только в тропиках. У наиболее просто организованного вида — *валонии вздутой* (V. ventricosa)— слоевище состоит из единственного пузыря сифонной структуры, размеры которого могут достигать куриного яйца. На нижней части пузыря имеется множество мелких чечевицеобразных клеток, из которых вырастают ризоиды. У видов валонии с многопузырчатым слоевищем эти клетки, увеличиваясь в размерах, дают начало новым пузырям, похожим на материнский (рис. 234, *1*, *2*). Если у валонии новые пузыри образуются снаружи, то у представителей близкого рода диктиосферия образовавшиеся в результате сегрегативного деления сегменты остаются внутри материнского пузыря, создавая эффект компактной паренхимной ткани.

Семейство *сифонокладовых* (Siphonocladaceae), являющееся центральным семейством порядка, характеризуется более сложной структурой. Род *сифонокладус* (Siphonocladus) имеет разветвленное нитчатое слоевище. В начале его развития образуется булавовидный прямостоячий пузырь сифонного строения с ризоидами в основании. Позднее он делится на большое число неправильно расположенных разновеликих сегментов. По мере роста они смыкаются друг с другом и с оболочкой первичного пузыря. Многие из образовавшихся сегментов дают выросты наружу такой же формы, что и первичный пузырь. В боковых выростах происходят повторные сегрегативные деления и образуются вторичные «ветви» (рис. 234, *4—8*). О размножении сифонокладуса известно очень немногое. Удалось наблюдать образование и выход клеток размножения через несколько пор в боковой стенке сегментов, но природа этих

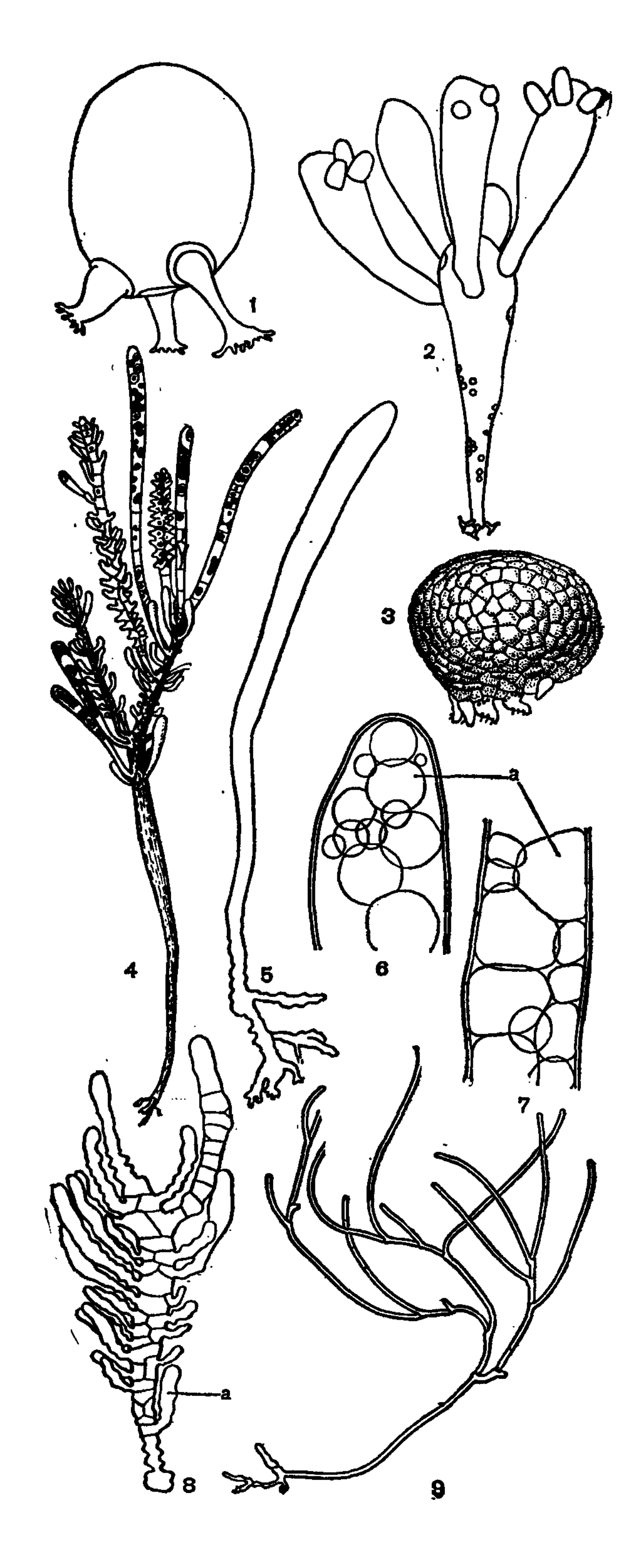


Рис. 234. Строение сифонокладовых:

1 — Valonia ventricosa; 2 — Valonia utriculosa; 3 — Dictyosphaeria favulosa; 4—8 — Siphonocladus (4 — внешний вид слоевища, 5—8 — стадии развития слоевища); 9 — часть слоевища Cladophoropsis. *а* — сегменты, образовавшиеся в результате сегрегативного деления.

клеток не выяснена. Из двух видов этого рода *сифонокладус тропический* (Siphonocladus tropicus) широко распространен в тропиках, тогда как *сифонокладус крохотный* (S. pusillus) растет только в Средиземном море.

Второй важный род семейства — *кладофоропсис* (Cladophoropsis) своим однорядным нитчатым слоевищем очень напоминает некоторые виды кладофоры. Однако в организации слоевища у него больше общего с сифонокладусом. Ветви образуются как боковые выросты, а перегородок в основании ветвей, столь характерных для кладофоры, здесь нет. Виды кладофоропсиса растут на мелководье, образуя, особенно в прибойных местах, плотные войлокообразные дернины. Род представляет связующее звено между двумя семействами — сифонокладовых и будлеевых.

Семейство *будлеевых* (Boodleaceae) включает два пантропических рода — *будлея* (Boodlea) и *струвея* (Struvea). Однорядное нитчатое слоевище у представителей этих родов приобретает вид сетчатой пластины или губчатой массы благодаря тому, что сегменты различных ветвей соединяются друг с другом специальными короткими клетками — присосками, т. е. сильно редуцированными сегментами, расширенными и зубчато разделенными на вершине (рис. 235, *1*, *2*). В обоих родах рост слоевища с самого начала правильный, симметричный (рис. 235, *3*). На каждом сегменте возникает пара боковых ветвей, которые развиваются синхронно и повторяют тот же способ роста.

Семейство *анадиоменовых* (Anadyomenaceae) включает два рода — *микродиктион* (Microdictyon) и *анадиомене* (Anadyomene), представители которых имеют такое же листовидно-сетчатое строение во взрослом состоянии. Однако в этом семействе первичный пузырь растет не так симметрично, как у будлеевых. Последовательность, в которой сегменты образуют боковые выросты, и судьба этих выростов весьма варьируют (рис. 235, *4*). Кроме того, у анадиоменовых отсутствуют специальные клетки — присоски. Соединение осуществляется всей боковой поверхностью ветвей или с помощью кольцеобразных зубчатых утолщений оболочки на вершине сегментов.

Семейство *кладофоровых* (Cladophoraceae) — наиболее широко распространенная и хорошо изученная группа в этом порядке. До последнего времени их рассматривали как самостоятельный порядок, очень близкий к улотриксовым. Однако пристальное изучение этих водорослей показывает, что они гораздо более сходны с остальными сифонокладовыми и находятся с ними в тесном родстве. Типичная водоросль семейства — род *кладофора* (Cladophora). В литературе известно около 150 видов кладофор,

хотя в действительности их, по-видимому, намного меньше. В европейских водах после критического изучения сейчас насчитывают 27 морских и 11 пресноводных видов.

Кустистое слоевище кладофоры построено разветвленными нитями, состоящими из расположенных в один ряд сегментов. На мелководье в прибойных местах, например на скалистых морских берегах, кустики кладофоры небольшие, четко оформленные, торчащие. Но очень часто, особенно в местах со стоячей водой и илистым грунтом — в лагунах, озерах, прудах и т. п., — слоевища кладофоры сильно разрастаются, образуя огромные спутанные массы разветвленных нитей, или тину. Есть группы видов, у которых отдельные слоевища собираются в плотные шаровидные скопления. Они образуются в местах с твердым грунтом, где постоянное несильное движение воды перекатывает неприкрепленные скопления.

Кладофора прикрепляется к субстрату ризоидами, возникающими в результате разрастания нижней части базальной клетки. Ветви отходят от верхней части сегментов, это создает впечатление дихотомического ветвления (или политомического в случае отхождения от одной клетки нескольких ветвей) и очень напоминает ветвление других сифонокладовых (рис. 236, *1*). Изредка у кладофоры можно встретить клетки-прицепки и соединение обычно свободных ветвей друг с другом.

При прорастании зооспоры или зиготы сначала образуется сифонная булавовидная структура, ориентированная вертикально вверх. Прежде чем в ней начнется образование перегородок, она достигает заметных размеров, дифференцируясь на базальную (ризоидную) и апикальную части. Сегменты всех кладофоровых многоядерные. Хлоропласт имеет сетчатое строение (рис. 236, *2*), но, в отличие от остальных сифонокладовых, у кладофоры тенденция к соединению отдельных хлоропластов выражена в большей мере, поэтому часто хлоропласт выглядит как цельная, хотя и продырявленная пластинка, и увидеть, что он состоит из отдельных частей, можно лишь с помощью специальной цитологической техники.

До последнего времени считалось, что деление у кладофоры принципиально отличается от сегрегативного. Но при внимательном изучении между ними можно найти много общего. Здесь также образуются многоядерные сегменты неравного размера и, главное, деление протопласта тоже не связано с делением ядер. Кроме того, недавно у кладофоры было обнаружено и типичное сегрегативное деление.

Размножается кладофора половым и бесполым способами. Четырехжгутиковые зооспоры и двужгутиковые гаметы образуются в любом

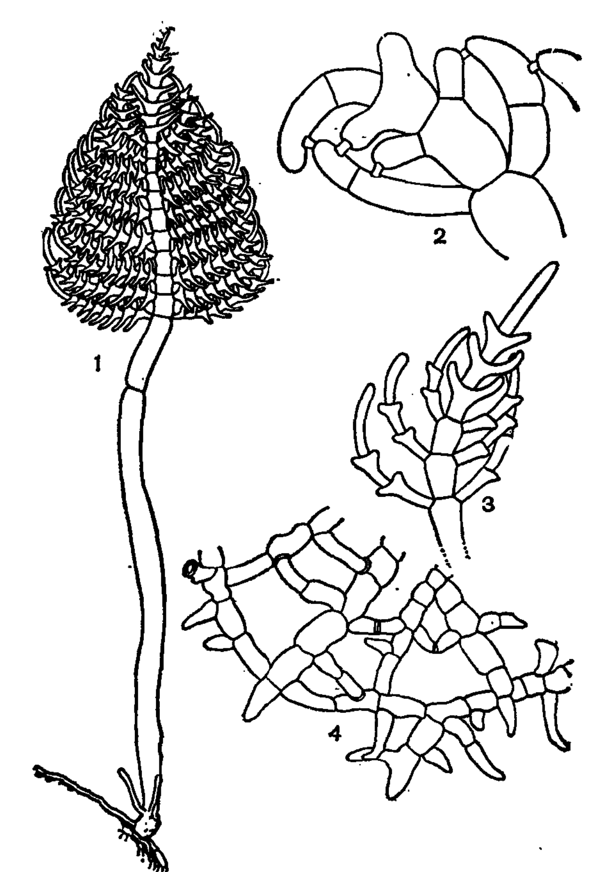


Рис. 235. Строение сифонокладовых: *1—2* — Struvea (*1* — молодое слоевище, *2* — соединение ветвей); *3* — вершина веточки Boodlea; *4* — часть слоевища Microdictyon.

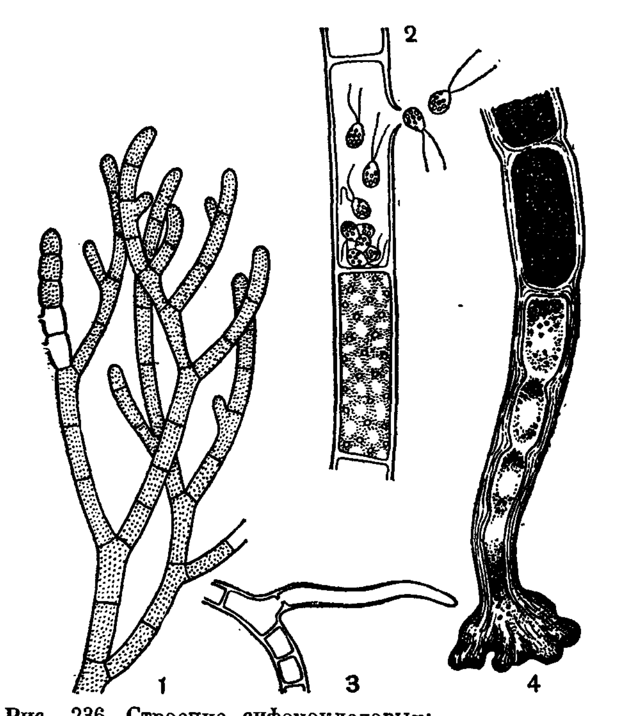


Рис. 236. Строение сифонокладовых:
1—2 — Cladophora (*1* — веточка, *2* — вегетативная клетка и зрелый гаметангий); *3* — часть нити Rhizoclonium с веточкой-ризоидом; *4* — основание слоевища Chaetomorpha.

из сегментов и выходят после созревания через одну пору (рис. 236, *2*). Спорофит сменяется гаметофитом того же строения.

Входящие в семейство кладофоровых два других рода — *ризоклониум* (Rizoclonium) и *хетоморфа* (Chaetomorpha)— отличаются от кладофоры лишь строением слоевища. У ризоклониума способность к ветвлению развита уже очень слабо (рис. 236, *3*). Настоящие ветви встречаются у него крайне редко, гораздо чаще на нитях образуются короткие боковые выросты из одного или нескольких сегментов, которые больше похожи на ризоиды. Сегменты ризоклониума содержат от двух до восьми ядер — меньше, чем у кладофоры и хетоморфы, поэтому нити этой водоросли обычно тонкие и не достигают размеров, характерных для представителей двух других родов. Виды ризоклониума в природе почти никогда не встречаются прикрепленными к субстрату. Обычно они растут, образуя скопления, запутывающиеся среди ветвей других водорослей.

У хетоморфы способность образовывать ветви потеряна полностью. Однорядные нити этой водоросли прикрепляются к субстрату базальной клеткой, основание которой расширяется и принимает форму диска с более или менее длинными лопастными выростами (рис. 236, *4*).

В отличие от других семейств порядка, кладофоровые широко распространены в морях всех климатических зон и, кроме того, населяют пресные воды. Однако центр их распространения находится, по-видимому, также в тропических морях. Здесь сосредоточены виды с наиболее древними признаками, по которым кладофоровые обнаруживают родство с другими тропическими семействами порядка. Кроме того, в тропических водах кладофоровые наиболее разнообразны по видовому составу и морфологии. В умеренных морях среди большого числа видов много близких, с трудом различимых. По-видимому, очаги видообразования возникли здесь сравнительно недавно. От низких широт к высоким число видов кладофоровых уменьшается.

Систематическое положение всех сифонокладовых вызывает много споров. Часто происхождение порядка связывают с улотриксовыми, однако различия, которые существуют между этими группами, заставляют отказаться от такой точки зрения. Принципиально различны строение хлоропласта (у улотриксовых это цельная пластинка), строение и химизм клеточных оболочек, способ клеточного деления. Кроме того, наличие у сифонокладовых на ранних стадиях развития сифонной структуры — важный признак, не только отличающий их от улотриксовых, но и свидетельствующий о разном происхождении тех и других. Вероятно, сифонокладовые отделились от какого-то общего с сифоновыми предка, уже обладающего сифонной многоядерной структурой. У валонии сифонная структура может сохраняться в течение всей жизни, поэтому этот род следует считать наиболее примитивным в порядке. Наоборот, наиболее высокоорганизованным семейством в этой группе является семейство кладофоровых. Способ образования перегородок достигает здесь высокой специализации. Логично предположить, что при сегрегативном делении, когда образование перегородок не сопровождается делением ядер, наиболее примитивным будет беспорядочное деление с образованием фрагментов разной величины и формы. Это можно наблюдать у валонии и диктиосферии. Более упорядоченная форма слоевища, свойственная анадиоменовым и кладофоровым, является вторичной. В этом случае однорядная нить хетоморфы представляет наиболее специализированную в пределах порядка морфологическую структуру.

КЛАСС КОНЪЮГАТЫ, ИЛИ СЦЕПЛЯНКИ (CONJUGATOPHYCEAE)

Конъюгаты, или сцеплянки, представляют собой особую, хорошо отграниченную группу преимущественно микроскопических зеленых водорослей. Количество их огромно: в четырех порядках (мезотениевые, гонатозиговые, зигнемовые, десмидиевые) насчитывается около 4700 видов. Львиная доля (около 4000 видов) принадлежит десмидиевым водорослям.

Большинство относящихся к конъюгатам водорослей являются одноклеточными (реже колониальными), симметрично построенными организмами, клетки которых обычно перешнурованы посередине и состоят из двух совершенно одинаковых полуклеток (десмидиевые). Многие формы имеют типично нитевидное строение. При этом клетки, образующие нити, не перешнурованы посередине (зигнемовые). Некоторые из конъюгат образуют очень хрупкие нити, легко распадающиеся на отдельные клетки (гонатозиговые). Освободившиеся после распада нити клетки обычно продолжают жить вполне самостоятельно. И наконец, сюда же относятся очень просто организованные одноклеточные водоросли, оболочки которых всегда состоят из одного неразрывного куска, без деления на особые полуклетки (мезотениевые), чем они резко отличаются от десмидиевых водорослей.

По простоте строения и ряду других признаков среди конъюгат наиболее примитивны мезотениевые водоросли. Двумя ветвями в филогенетическом древе от них расходятся десмидиевые и зигнемовые. Порядок гонатозиговых занимает

в этой системе крайне условное положение. По сходству признаков его представителей с другими конъюгатами систематики помещают гонатозиговые то между мезотениевыми и десмидиевыми, то между мезотениевыми и зигнемовыми, подчас даже не выделяя их в особый порядок.

Самая яркая отличительная черта конъюгат, позволяющая объединять их вместе в особый класс, несмотря на разнообразие внешнего вида,— это полное отсутствие подвижных стадий размножения, т. е. зооспор и подвижных гамет, и наличие своеобразного полового процесса, получившего специальное название — к о н ъ ю г а ц и я (лат. conjugatio — слияние, соединение). Во время конъюгации происходит слияние протопластов двух клеток, которые выполняют здесь функцию гамет. В результате такого слияния, происходящего через специально образующийся канал, получается одноклеточная, покрытая толстой оболочкой зигота. Внешне две сливающиеся (конъюгирующие) клетки совершенно неразличимы; физиологическая дифференциация на мужскую и женскую клетки хотя и определенна, но узнать ее можно лишь косвенно и спустя некоторое время — по положению зиготы. В том случае, когда скорости передвижения (вернее, перетекания) сжавшихся протопластов-гамет одинаковы, зигота образуется в конъюгационном канале, иногда разрастаясь вплоть до стенок конъюгирующих клеток-гаметангиев. В этом случае разделение клеток на мужскую и женскую крайне условно, а сам процесс слияния равноценных по морфологии и скорости перетекания гамет принято называть и з о г а м и е й (греч. «изос»— равный, «гамос»— брак). Эта форма полового процесса характерна для большинства водорослей-конъюгат. Но у более развитых в эволюционном отношении зигнемовых водорослей наряду с изогамией существует и физиологическая а н и з о г а м и я, или г е т е р о г а м и я (греч. «анизос»—неравный, «гетерос»—другой, различный, «гамос»— брак) (рис. 24). И здесь протопласты-гаметы обеих конъюгирующих клеток одинаковы по размерам, но одна из них (мужская) активно перетекает через конъюгационный канал из отдающей клетки в воспринимающую, где и сливается со сравнительно неподвижной гаметой (женской). В этом случае зигота формируется только в воспринимающей (женской) клетке.

После периода покоя зигота прорастает, давая начало одному (у зигнемовых и гонатозиговых), двум (у десмидиевых) или четырем (у большинства мезотениевых) новым организмам — проросткам. Существует мнение, что уменьшение числа проростков имеет прогрессивное эволюционное значение: оно приводит к образованию более жизнеспособного поколения.

Для нормального протекания конъюгации необходимы благоприятные условия — в первую очередь теплая вода (от +15 до +25 °С) и интенсивная освещенность. Конъюгация длится не более 7—14 дней, начиная от образования конъюгационных каналов и кончая созреванием зигот.

Необходимо отметить, что образование зигот у конъюгат — явление довольно редкое, а у многих видов десмидиевых и мезотениевых водорослей зиготы вообще еще не найдены. В виде исключительно редкого явления или как аномалия наблюдается также образование апланоспор, партеноспор или хламидоспор (у десмидиевых). В большинстве случаев одноклеточные конъюгаты размножаются обычным вегетативным делением в поперечной плоскости, а нитчатые — распадением нитей на отдельные клетки.

Конъюгаты характеризуются также чрезвычайно разнообразно построенными, иногда очень сложными, осевыми или, реже, постенными хлоропластами. Пиреноиды — носители запасного вещества крахмала — в хлоропластах присутствуют всегда. Исключение здесь составляет только монотипный (с одним видом) род *мужоциопсис* (Mougeotiopsis) из зигнемовых, у которого постоянно отсутствуют пиреноиды, а также, быть может, некоторые виды рода *спиротения* (Spirotaenia) из мезотениевых.

Строение клеточных оболочек у конъюгат тоже очень разнообразно. Они могут быть цельными, состоящими из одного куска, или сегментированными, состоящими из двух и более частей. Внешний слой оболочки может быть лишен порового аппарата, а может иметь ясно выступающие поры, бывает гладким или с очень богатой орнаментацией, не встречающейся у других представителей отдела зеленых водорослей.

Геометрическая причудливость очертаний клеток в сочетании с изощренностью скульптурных украшений и изумрудной «подсветкой» хлоропластов — все это давно принесло конъюгатам славу красивейших водорослей и привлекло к ним восхищенное внимание исследователей.

По существу, группа конъюгат космополитична. Их можно встретить на всех континентах, вплоть до Антарктиды. Но их широкое распространение не означает «всеядности»: они требуют для своей жизни вполне определенных экологических условий. Почти все конъюгаты живут в пресных водах, и только некоторые встречаются в солоноватых водоемах или в эстуариях рек при небольшой солености, но типично морских видов среди них нет. Они ведут и наземный образ жизни, поселяясь на влажных

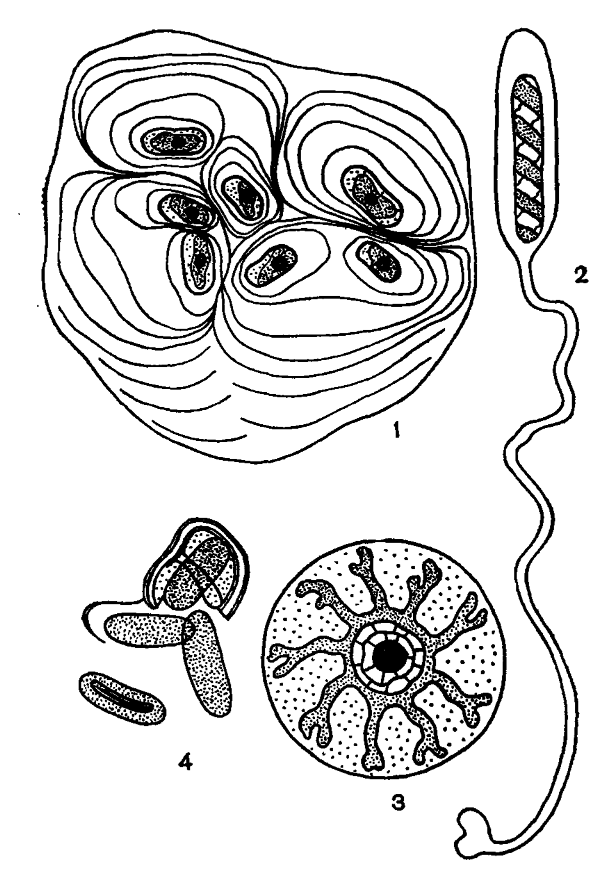


Рис. 237. Мезотениевые:

1 — Mesotaenium macrococcum, вегетативные клетки, окруженные слизью; *2* — Spirotaenia condensata, образование слизистой ножки; *3* — Netrium digitus, поперечный разрез вегетативной клетки; *4* — Mesotaenium chlamydosporum, выход молодых клеток из зиготы.

мхах, скалах, сырой земле и даже на ледниках в высокогорьях.

Класс конъюгат подразделяют на 4 порядка: мезотениевые, гонатозиговые, зигнемовые и десмидиевые.

ПОРЯДОК МЕЗОТЕНИЕВЫЕ (MESOTAENIALES)

Мезотениевые водоросли специалисты считают самыми примитивными среди конъюгат. В основе такого суждения лежит чрезвычайная простота формы клеток и строения оболочки этих водорослей. Их немного по сравнению с огромной группой десмидиевых: в 6 родах насчитывают 47 видов, а в СССР встречено и того меньше — всего 28 видов. И по «красоте» мезотениевые значительно уступают десмидиевым. Клетки у них прямые или слегка согнутые, без перетяжки посредине, цилиндрические, эллипсоидные или веретеновидные. Живут они поодиночке или объединяются слизью в бесформенные колонии, и только водоросль *анцилонема* (Ancylonema) составляет исключение: ее клетки рыхло соединены в короткие нити (табл. 35, *1*). Размеры клеток мезотениевых водорослей весьма различны. Так, некоторые представители рода спиротения (Spirotaenia) выглядят просто «карликами» (ширина клетки 3—4 *мкм*, длина 15—27 *мкм*) по сравнению с «гигантами» из рода *нетриум* (Netrium), ширина клетки которых достигает 83 *мкм*, а длина — 575 *мкм* (табл. 35, *2*, *6*).

Каждая клетка мезотениевых имеет однослойную и сплошную, как бы из одного куска, гладкую оболочку. Двухслойные, иногда расслаивающиеся и разрывающиеся оболочки можно наблюдать только при делении старых клеток. В этом случае внутренний слой очень тонкий, слабо окрашивающийся от хлор—цинк—иода; наружный слой не дает такой реакции. Известен факт и тонкого обызвествления оболочки клеток *мезотениума* (Mesotaenium) в культурах. Для водорослей, обитающих на влажных скалах, мхах, лишайниках и на сырой почве, характерно обильное выделение слизи, которая со всех сторон охватывает клетку и, в отличие от слизи десмидиевых, всегда бесструктурна. Лишь иногда слизь состоит из концентрически входящих друг в друга слоев, что особенно хорошо выражено у видов рода мезотениум (рис. 237, *1*). У одной из самых распространенных мезотениевых водорослей — *спиротении сжатой* (Spirotaenia condensata)— слизь выделяется в форме длинной «ножки», как у десмидиевых.

Чем менее подходящи для всех этих водорослей условия обитания, тем сильнее они выделяют слизь, которая, видимо, предохраняет клетки от неблагоприятных внешних условий, прежде всего от высыхания.

Едва ли не самое интересное у мезотениевых— это многообразие хлоропластов: почти каждый род представлен особой формой. И через ряд постепенных усложнений, усовершенствований формы хлоропласта четко выявляется общая морфологическая эволюция родов мезотениевых водорослей. Наиболее примитивны *мезотениум* и анцилонема. У них осевой пластинчатый хлоропласт с зазубренными или цельными, иногда завернутыми внутрь краями (табл. 35, *1*; рис. 238, *1*). У *ройи* (Roya) хлоропласт несколько усложняется: появляются продольные ребра-складки и характерный для этого рода срединный вырез у вогнутой стороны клетки (табл. 35, *3*). Дальнейшее усложнение хлоропласта выражается в увеличении его поверхности за счет развития коротких радиальных пластинчатых выростов у *цилиндроцистиса* (табл. 35, *4*) или длинных ребер, тоже радиальных, с лопастевидными, глубоко изрезанными или цельными краями у нетриума (табл. 35, *6*; рис. 237, *3*). У этих двух родов хло-

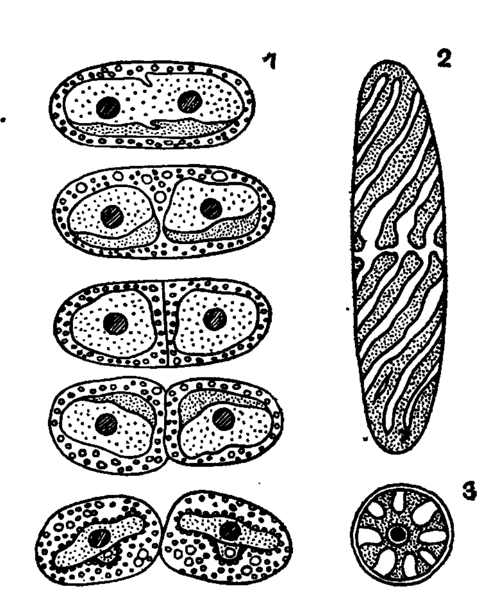


Рис. 238. Мезотениевые:

1 — Mesotaenium chlamydosporum, последовательные стадии деления вегетативной клетки; 2,3 — Spirotaenia obscura, вегетативная клетка — ее внешний вид и поперечный разрез.

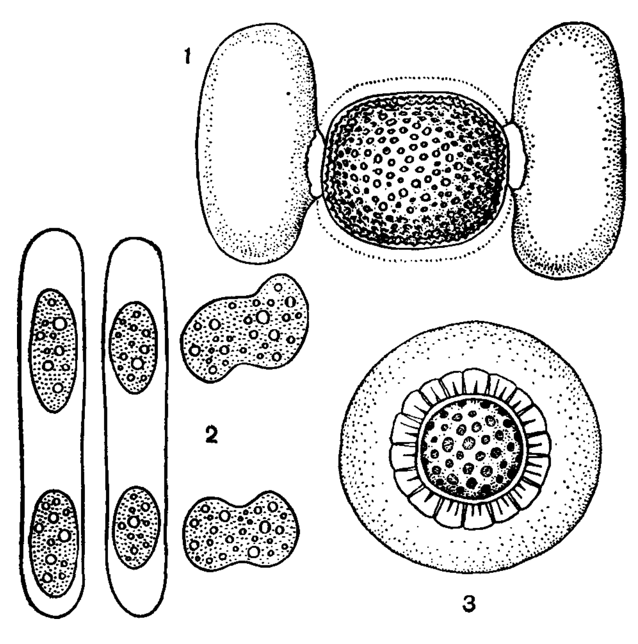


Рис. 239. Мезотениевые:

1 — Cylindrocystis sculpta, образование зиготы; 2—3 — Spirotaenia condensata (2 — последовательные стадии конъюгации, 3 — зигота).

ропласт разделен на две части. Звездчатый хлоропласт цилиндроцистиса очень напоминает таковой зигнемы из нитчатых зигнемовых водорослей, а хлоропласт нетриума схож по строению с хлоропластами одноклеточных десмидиевых. Одиночные клетки спиротении (по внешнему виду) очень похожи на клетки одноленточных видов спирогиры — здесь тот же спирально закручивающийся постенный хлоропласт (рис. 237, *2*; табл. 35, *2*) или спирально закручивающиеся ребра вокруг осевой части хлоропласта (рис. 238, *2*, *3*).

Пиреноиды у мезотениевых в числе одного, двух и более обычно располагаются в центральной части хлоропласта, и только у видов спиротении с лентовидно-постенными хлоропластами они беспорядочно разбросаны по всему хлоропласту. Форма пиреноидов очень разнообразна, причем у *нетриума пальцевидного* (Netrium digitus) и *цилиндроцистиса Бребиссона* (Cylindrocystis brebissonii) они достигают иногда очень крупных размеров.

Клеточное ядро лежит обычно в центре клетки (мезотениум, анцилонема) и относительно тесно связано с хлоропластом, но в тех случаях, когда хлоропласт заполняет всю клетку (ройя, спиротения), оно занимает боковое положение. У видов нетриума и цилиндроцистиса ядро располагается между двумя частями хлоропласта и обычно хорошо заметно. Размеры ядер очень разнообразны и обычно зависят от размеров клеток. Посредине ядра лежит крупное шаровидное или неправильных очертаний ядрышко.

У небольшого числа мезотениевых, как и у десмидиевых, на самых концах клеток образуются вакуоли с кристалликами гипса внутри, совершающими броуновское движение.

У трех видов спиротении на концах взрослой клетки находятся по два каротиновых шарика, соединенных между собой слабо окрашенным мостиком. Эти шарики коричнево-красного или оранжевого цвета придают водорослям весьма своеобразный вид. У молодых клеток они четко видны только на старых (материнских) концах, полученных от только что поделившейся клетки (табл. 35, *2*).

Деление клеток у мезотениевых может происходить различными путями. Так, например, у рода мезотениум сначала наблюдается в хлоропластах разросшихся, а потому и более крупных клеток деление пиреноидов с удвоением их числа, затем наступает деление самого хлоропласта на два новых, и только после этого образуется поперечная клеточная перегородка, делящая старую клетку на две новые, молодые клетки (рис. 238, *1*). У родов нетриум и цилиндроцистис развитие новых хлоропластов сопровождается одновременным образованием клеточной перегородки, так что иногда еще до окончательного развития хлоропластов старая клетка уже оказывается поделенной на две новые, молодые клетки. Для клеточного деления

некоторых видов спиротении характерно образование косой разделительной перегородки. Такие пары клеток, соприкасающихся скошенными концами (табл. 35, *2*), не обнаружены ни у какого другого рода мезотениевых водорослей.

Образование зигот в процессе конъюгации может происходить у мезотениевых тремя путями. При первом, наиболее простом способе их возникновения у двух рядом лежащих клеток, различных по половому знаку, но по внешнему виду совершенно одинаковых, в любых местах (особенно там, где расстояние между клетками наименьшее) появляются конъюгационные выросты, которые затем соприкасаются друг с другом (табл. 35, *4*). Клеточные оболочки в месте соприкосновения растворяются или разрываются, и клеточное содержимое из обеих клеток выходит через конъюгационный канал. В результате этого зигота образуется между двумя конъюгирующими клетками (рис. 239, *1*).

Второй способ очень сходен с первым. Конъюгационные выросты здесь также возникают в любом месте клетки, но зигота оказывается или целиком заключенной внутри обеих клеток, или только частично вклинивается в них (табл. 35, *5*).

Третий, наиболее сложный случай наблюдается только у двух видов спиротении. Содержимое каждой из двух готовых к конъюгации клеток разделяется на две части, из которых формируются две округлые гаметы. После этого оболочки клеток расплываются, делаясь совершенно незаметными, и гаметы одной клетки сливаются с гаметами другой (рис. 239, *2*). В результате всегда получаются две зиготы очень своеобразного и сложного строения. Они шаровидны и окружены ячеистой, как бы сотообразной, окрашенной в бурый цвет оболочкой (рис. 239, *3*). Вокруг нее обычно располагается своеобразный слизистый футляр.

Форма зигот у мезотениевых очень разнообразна. Они могут быть шаровидными или слегка овальными, трех-, четырех-, шести- и даже восьмиугольными, с гладкими или, гораздо реже, покрытыми коническими выростами оболочками.

При прорастании зигот обычно образуются 4 или, значительно реже, только 2 новые клетки — проростка (рис. 237, *4*).

Мезотениевые водоросли встречаются на всех континентах. Они предпочитают торфяные водоемы: болота, берега озер, мелкие канавы, ямы, лужи. Многие представители этого порядка ведут наземный образ жизни, поселяясь на влажных скалах, сырых стенах, мокрой земле и на влажных мхах. Это особенно характерно для видов рода мезотениум, нередко образующих мощные слизистые скопления. Известны также немногочисленные мезотениевые, живущие на снегах и льдах высоко в горах либо на Крайнем Севере. Они интересны еще и тем, что в процессе приспособления к низкой температуре и сильному ультрафиолетовому облучению их клеточный сок окрашивается в фиолетовый, красно-лиловый и коричневато-пурпурный цвет. Содержимое их зигот бывает интенсивного гранатового цвета. Такие яркие пятна «цветного» снега в нашей стране можно встретить на высокогорьях Кавказа и на Земле Франца-Иосифа. Здесь «виновником» цветения снега может быть представитель рода анцилонема (Ancylonema nordenskjoldii). В горах Западной Европы, в Эквадоре, в Северной Гренландии и Антарктике к нему присоединяются также виды мезотениума (Mesotaenium berggrenii и M. nivalis).

В пределах СССР наиболее широко распространены и богато представлены виды родов нетриум и цилиндроцистис.

Мезотениевые водоросли надо собирать в тихую солнечную погоду, когда они, как и другие одноклеточные конъюгаты, поднимаются на поверхность воды и их изумрудные скопления (вспучивания) хорошо заметны невооруженным глазом. Если среди вегетативных клеток вы встретите конъюгирующие клетки или зиготы — считайте, что вам повезло.

ПОРЯДОК ГОНАТОЗИГОВЫЕ (GONATOZYGALES)

Гонатозиговые — группа загадочная и спорная по своему положению среди конъюгат. Маленькая по объему (всего 2 рода с 9 видами), причудливо сочетающая признаки десмидиевых, мезотениевых и зигнемовых водорослей, она долго «терзала» систематиков, прежде чем завоевала свое нынешнее положение. С тех пор как роды *гонатозигон* (Gonatozygon) и *геникулярия* (Genicularia) в середине прошлого века были описаны Де Бари, их относили либо к десмидиевым, либо к мезотениевым, а по некоторым данным эти два рода можно было причислить и к зигнемовым. Сейчас гонатозиговые водоросли принято считать самостоятельным порядком. За ними закреплено положение промежуточной филогенетической группы между примитивными мезотениевыми и более эволюционно продвинутыми зигнемовыми водорослями.

Каковы же особенности их строения?

Клетки гонатозиговых водорослей имеют очень простую цилиндрическую или цилиндрически-веретеновидную форму и никогда не бывают перешнурованными посредине (в отличие от десмидиевых). Ширина клеток варьирует от 4,5—10 до 25—32 *мкм*, длина их в 10—20, реже в 35—40 раз превосходит ширину, достигая 620—760 *мкм* — почти миллиметра.

Клетки объединены в хрупкие нити, короткие или достигающие очень значительной длины. При малейшем прикосновении они легко распадаются на отдельные клетки, так как связь между ними очень слаба и обусловлена лишь незначительным смыканием слегка вздутых концов. После распада нити клетки продолжают жить вполне самостоятельно. Известны случаи, когда некоторых представителей рода гонатозигон наблюдали только в виде одиночных, изолированных, но вполне нормальных клеток.

Клеточные оболочки у гонатозиговых, как правило, сплошные. Поэтому у них нет заранее заложенного, определенного места клеточного деления, что сближает гонатозиговых с мезотениевыми и зигнемовыми. Так выглядят взрослые, вполне сформировавшиеся клетки. У клеток, недавно поделившихся и еще не вполне зрелых или находящихся в стадии деления, можно наблюдать различные по своему строению участки оболочки, иногда отделяющиеся друг от друга ясно заметной чертой (рис. 240, *3*). Такие участки напоминают пояски (сегменты) некоторых видов рода *пениум* (Penium) из десмидиевых. Подобного рода сегментированность наблюдается только у клеток с не вполне развитым наружным слоем оболочки. При росте клетки сегменты смыкаются и распознавание пояска становится совершенно невозможным.

Внутренний слой оболочки всегда цельный. Он тонкий, бесструктурный, целлюлозный, окрашивающийся от иода и серной кислоты в синий цвет. Наружный слой оболочки толстый, пектиновый, при действии тех же реактивов остается бесцветным. Он более толстый на боковых поверхностях клетки и заметно утончается — уступом — на самых ее концах. Самое интересное и характерное заключается в том, что наружный слой обычно бывает украшен маленькими нежными зернышками или заостренными шипиками, достигающими в длину иногда 9,5 и даже 18 *мкм* (рис. 240, *4*). Однако эти шипики никогда не развиваются на самых концах клетки. Значительно реже оболочки бывают гладкими (рис. 240, *1*).

Клеточные оболочки у гонатозиговых обычно окружены слизистым слоем пектозы, который при действии метиленовой синьки и индиго обнаруживает явно волокнистую структуру. Волокна располагаются перпендикулярно поверхности клеточных стенок, что указывает на присутствие пор в оболочке, через которые и выделяется слизь.

Наличием на оболочке пор и скульптурных украшений, и двухслойным строением клеточных оболочек гонатозиговые водоросли хорошо отличаются от мезотениевых и зигнемовых, что дало повод некоторым исследователям причислить их к десмидиевым.

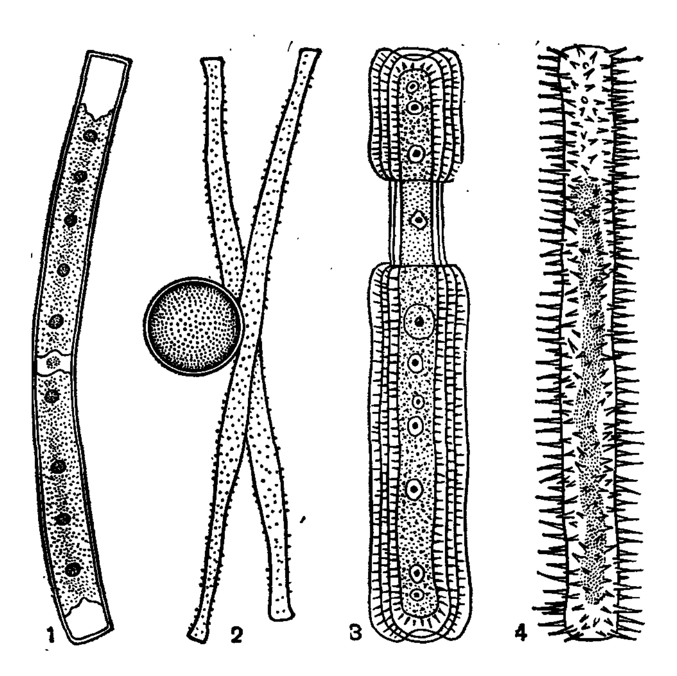


Рис. 240. Гонатозиговые:

1 — Gonatozygon kinahanii, вегетативная клетка; *2* — G. brebissonii, образование зиготы; *3* — G. monotaenium, сегментированность оболочки; *4* — G. aculeatum, шиповатость оболочки.

Клетки некоторых видов рода гонатозигон обладают способностью отлагать железо в клеточных оболочках. Особенно много его на концах клетки, причем, чем старше клетка, тем большее количество железа содержится в ее оболочке.

Иногда наблюдается развитие конечных, так называемых терминальных вакуолей (рис. 240, *1*), которые содержат обычно довольно многочисленные кристаллики гипса. Они, однако, не всегда бывают хорошо заметны.

Хлоропласты у гонатозиговых двух типов. У гонатозигона они осевые, извилистые, реже почти прямые, в виде удлиненной пластинки либо бруска, лежат по два или только по одному в каждой клетке (табл. 35, *7*; рис. 240, *1*). Круглые пиреноиды располагаются обычно в виде довольно правильного осевого ряда, приблизительно на одинаковом расстоянии друг от друга. Число их варьирует от 4 до 16 и более. У геникулярии хлоропласты лентовидно-постенные, спирально извитые или, реже, неправильно изогнутые, развивающиеся по два или три в каждой клетке (табл. 35, *9*). Пиреноиды у представителей этого рода многочисленные и, в отличие от гонатозигона, всегда беспорядочно разбросанные.

Клеточное ядро шаровидное, занимает центральное или, гораздо реже, боковое положение, причем последнее наблюдается только у видов гонатозигона с одним хлоропластом.

По внешнему виду — характерным удлиненным нитям, пластинчатым или спирально извитым хлоропластам — гонатозиговые можно легко спутать с зигнемовыми водорослями: гонатозигон — с мужоцией, а геникулярию — со спирогирой. Однако зернистая поверхность оболочки у геникулярии и шиповатость у гонатозигона хорошо отличают их от зигнемовых, имеющих гладкие оболочки.

Вегетативное деление у гонатозиговых происходит так же, как и у мезотениевых и зигнемовых,— закладыванием поперечной клеточной перегородки, делящей старую клетку на две новые, молодые клетки. Место деления не фиксировано, и оно может происходить в различных частях клетки. При этом в росте дочерних клеток до нормальной величины принимает участие вся боковая поверхность клеточной оболочки. Возникающая у молодых клеток гонатозигона сегментированность оболочки вполне естественна: наружный слой ее, отягощенный у этих видов украшениями и солями железа, более «консервативен», чем внутренний слой, эластичный и тонкий. При повзрослении клетки такие сегменты разрастаются и сливаются.

Своеобразие конъюгации у гонатозиговых заключается в том, что она происходит между двумя свободными, одиночными клетками, т. е. после распадения нити. Место разрыва клеточной оболочки для выхода содержимого здесь точно не фиксировано, но обычно оно возникает посередине клетки. Конъюгационный канал очень короткий, к тому же быстро разбухает, и образовавшаяся зигота кажется прилепившейся к обеим конъюгирующим клеткам — гаметангиям (табл. 35, *8*; рис. 240,*2*), которые довольно часто принимают коленчато-согнутую форму, что особенно характерно для видов геникулярии. Зиготы имеют правильно шаровидную форму и покрыты толстой, гладкой, бесцветной или нередко окрашенной в желто-коричневый цвет оболочкой.

Слияние ядер в зиготах происходит во время их созревания. В большинстве случаев имеются два последовательных деления ядра; первое сопровождается редукцией (уменьшением) числа хромосом, и из четырех образовавшихся таким путем ядер развивается только одно, в результате чего формируется всего один проросток.

Гонатозиговые водоросли живут в планктоне торфяных водоемов: озер, рек, прудов и луж, но нередко обитают также среди обрастаний. Они довольно обычны для сфагновых болот и иногда поселяются в болотах с пушицей и в береговой кайме сфагнов по краям торфяных озер. Наиболее распространены в наших пределах три вида гонатозигона (Gonatozygon kinahanii, G. monotaenium, G. brebissonii) и один вид геникулярии (Genicularia spirotaenia). Лучше всего изучены эти водоросли на севере европейской части нашей страны, где в наиболее удаленных северных районах наряду с вполне типичными по своим измерениям экземплярами встречаются особо крупные образцы этих видов, намного превышающие стандарт. Но существуют виды, которые предпочитают низкой температуре горячие источники, или рисовые поля, или богатые известью воды.

Сравнительно редкие и немногочисленные, гонатозиговые водоросли заслуживают большого внимания и тщательного изучения.

ПОРЯДОК ЗИГНЕМОВЫЕ (ZYGNEMATALES)

Нитчатые неветвящиеся ярко-зеленые водоросли этого порядка чрезвычайно широко распространены в пресных водоемах всех континентов. Даже в холодных ручьях Антарктиды они, хотя и недолго (короткое летнее время), радуют глаз своей изумрудной зеленью. В народе их обычно именуют тиной: небольшими рыхлыми подушками плавают они летом у поверхности воды в прудах, озерах и тихих заводях рек. Каждая из таких дерновин-подушек, наполненная пузырьками выделяемого водорослями кислорода, состоит из множества нитей, переплетающихся между собой (табл. 36, *1*). Слизистые на ощупь нити могут также свободно лежать на дне стоячего водоема или устилать на протяжении многих метров дно рек и ручьев, прилепляясь к песчинкам и камням. Каждая нить сложена из ряда одноядерных цилиндрической формы клеток, ширина которых у разных видов колеблется от 3 до 150—200 *мкм*. Клетки довольно плотно примыкают друг к другу. Распад нитей на отдельные клетки происходит, да и то не у всех представителей, только при неблагоприятных условиях.

В отличие от других конъюгат, зигнемовые очень трудно определять в вегетативном состоянии даже до рода. Точное систематическое описание их возможно лишь при наличии процесса конъюгации и зрелых зигот, которые при сборе материала в природе встречаются далеко не часто. В этом и состоит одна из главных трудностей научного определения зигнемовых. К тому же в разных географических областях сроки образования зигот различны, а на сам процесс конъюгации влияют не только температурные и световые условия сезона, но и особенности гидрологического и гидрохимического режима каждого водоема.

В настоящее время известно около 700 видов зигнемовых водорослей, объединенных в 17

родов. Правда, в различных определителях, сводных работах и монографиях количество родов и видов зигнемовых сильно варьирует, но все же намечается определенная тенденция к их увеличению. Так, за последнее десятилетие к 13 известным прежде родам было прибавлено 4 новых. Выделение новых родов было проведено на основании некоторых отклонений в строении конъюгирующих клеток и особенностей самого процесса конъюгации, которым в современной разработке систематики зигнемовых водорослей уделяется все большее внимание.

Важнейшими систематическими признаками при выделении родов у зигнемовых водорослей являются форма и положение хлоропласта. Известны три основные формы хлоропласта: осевой пластинчатый, осевой звездчатый, постенный спирально-лентовидный (рис. 241). Исходной формой надо считать осевой хлоропласт, хотя нередко и он весьма сложно устроен и достигает значительных размеров. Постенный хлоропласт имеет вторичное происхождение — он возник из осевого путем редукции массивной центральной части и развития периферических лопастей. Усложнение хлоропласта сопровождалось значительным увеличением его поверхности и числа пиреноидов, перемещающихся на периферические части хлоропласта. Тенденция перехода от осевого хлоропласта к постенному, по-видимому, характерна для конъюгат вообще и для зигнемовых водорослей в частности.

Кроме того, строение хлоропластов у зигнемовых может варьировать в той или иной степени как от вида к виду, так и в зависимости от условий обитания.

Форма хлоропласта послужила основой для подразделения порядка Zygnematales на 3 семейства. Предполагается, что все они, несмотря на различия в строении хлоропласта, произошли от общего предка — мезотениевых водорослей и развивались параллельно. В каждое из этих семейств входит по нескольку родов. Три из них — спирогира, мужоция и зигнема — самые типичные из зигнемовых, по ним эти семейства и названы: Spirogyraceae, Mougeotiaceae, Zygnemataceae.

Перейдем теперь к описанию этих главнейших представителей и тем самым к обобщающей характеристике порядка зигнемовых водорослей.

Спирогира (Spirogyra) часто встречается в пресных водах всего земного шара. Эта нитчатка — один из самых широко известных, доступных и наглядных представителей мира водорослей и удобный объект для экспериментального изучения растительной клетки. Спирогира — самый обширный род среди зигнемовых. Во всем мире найдено около 340 представителей этого рода, у нас — свыше 120.

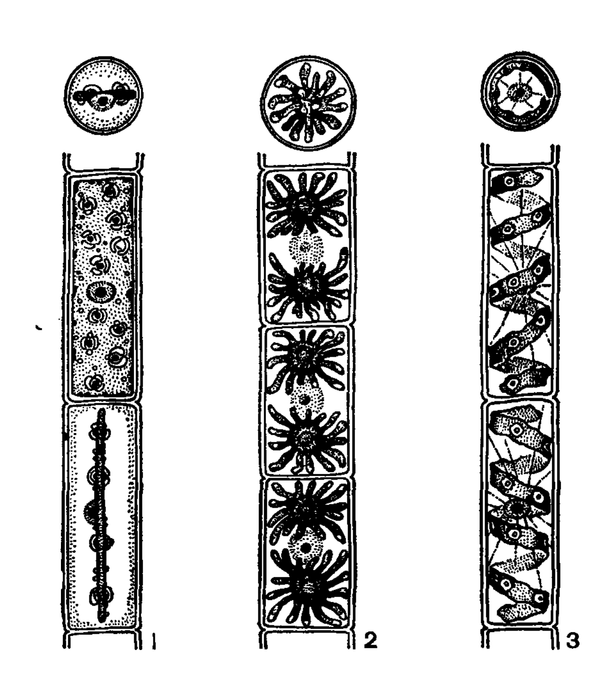


Рис. 241. Участки нитей трех родов зигнемовых водорослей (схема):

1 — мужоция; 2 — зигнема; 3 — спирогира. Вверху — поперечные разрезы клеток.

Впервые спирогиру (или ее родственников) изобразил в 1741 г. немецкий ботаник Я. Диллениус в виде густо спутанных тонких нитей (рис. 242). Она именовалась тогда как «Conferva palustris sericea, crassior et varie extensa», что в переводе с латинского значит «Конферва болотная шелковистая, толстая и разнообразно распростертая». Первый четкий и понятный рисунок спирогиры дал О. Мюллер в 1782 г., а подробное описание — Я. Воше в 1803 г. В XVIII и начале XIX в. зигнемовые водоросли называли конфервами или конъюгатами (сцеплянками), в большинстве случаев виды у них тогда не различали, а собственно название подменяли пространным описанием. В 1820 г. немецкий ботаник X. Линк ввел родовое название «спирогира» (греч. «спира» — спираль, изгиб и «гирос» — извилистый, изогнутый). Родовой признак спирогиры был обозначен как «Interanea in spiras torta», т. е. «содержимое, свитое в спираль».

С тех пор прошло 155 лет. Родовой признак спирогиры остался неизменным, но как сильно изменилось представление о строении этой водоросли! С наивно примитивными рисунками прошлых веков теперь резко контрастируют крупномасштабные современные фотографии зигнемовых водорослей, изученные на субклеточном уровне под электронным микроскопом

при увеличениях в тысячи и десятки тысяч раз. Однако чтобы хорошо рассмотреть спирогиру, необязательно пользоваться электронным микроскопом. Даже при небольшом увеличении светового микроскопа можно легко разглядеть ее строение.

Нити у спирогиры, как и у всех зигнемовых, неветвящиеся и состоят из одного ряда одинаковых, вытянутых, цилиндрических клеток (рис. 241, *3*). Рост нити в длину осуществляется поперечным делением клеток. Нити не длинные, от нескольких миллиметров до 8—10 *см*, но, окруженные общей слизью и переплетенные между собой, они могут на большом протяжении устилать дно рек и ручьев.

У нитей спирогиры, живущих в проточной воде, развиваются ризоиды — выросты клетки, отличающиеся утолщенной оболочкой и отсутствием хлоропласта. Обычно они образуются на нижней клетке нити, реже на остальных клетках. Крайне разнообразного вида, от слегка изогнутых неразветвленных до сильно разветвленных или розетковидных и подушкообразных, они способствуют прикреплению нитей к субстрату и выживанию водоросли в условиях сильного течения. Прежде исследователи, находившие ризоиды в редких случаях и у немногих видов, рассматривали это явление как исключительное. Теперь выяснено, что ризоиды характерны для большого числа видов спирогиры, зигнемы и других зигнемовых, но их образование сильно зависит от внешних условий (рис. 243).

Ширина вегетативных клеток спирогиры колеблется в довольно большом диапазоне, от 4 до 200 *мкм*; длина может быть как в половину меньше ширины, так и превышать ее более чем в 20 раз. Оболочки клеток у спирогиры, как и у всех зигнемовых, в период деления тонки и двухслойны. Внутренний слой состоит из целлюлозы; наружный — из пектиновых веществ, дающих с хлор — цинк — иодом желтое окрашивание. Только у представителей рода *сирогониум* (Sirogonium) пектиновый слой отсутствует, что отличает их от спирогиры.

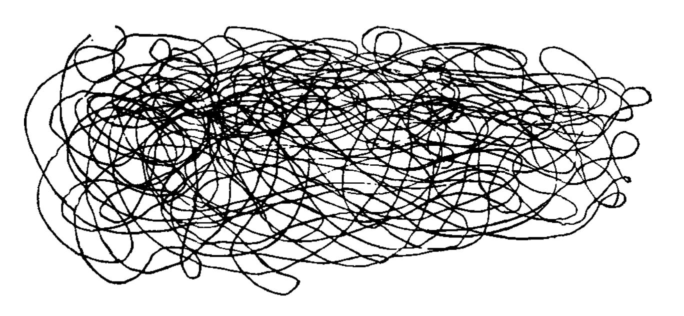


Рис. 242. Первый рисунок спирогиры, сделанный Диллениусом в 1741 г.

Внешний студенистый покров, который как бы укутывает всю нить и достигает порой значительной толщины, обусловливает ту скользкость и шелковистость, которые так присущи зигнемовым водорослям. Толщина этого покрова зависит от вида, а у отдельных видов — от внешних условий.

Поперечные перегородки клеток, иначе называемые с е п т а м и, у большинства видов спирогиры гладкие, но все же многие виды имеют складчатые септы, а у двух видов септы в виде шайбовидного кольца.

Самое яркое и бросающееся в глаза у спирогиры — это спирально закрученные зеленые ленты хлоропластов. У разных видов их может быть от одной до шестнадцати в каждой клетке (рис. 241, *3*). Расположены они по внутренней стороне оболочки, т. е. постенно. Лента хлоропласта у спирогиры представляется желобком с продольным срединным гребнем, благодаря чему на поперечном срезе она имеет вид двузубой вилки: обоими краями («зубья вилки») этот желобок обращен к продольной стенке клетки, а гребнем («ручка вилки») направлен в полость клетки. Гребень хлоропласта на фоне неправильно изрезанных или волнисто-фестончатых краев выглядит как темно-зеленая полоса.

В зависимости от условий среды у спирогиры варьирует как плотность витков, так и положение хлоропластов. При неблагоприятных условиях жизни рост хлоропластов отстает от роста клетки и количество оборотов резко снижается. Нормальный вид они сохраняют в период интенсивного деления клеток. У рода *сирогониум*, близкого к спирогире, ленты хлоропластов очень узкие и почти параллельные продольным стенкам клетки (табл. 36, *6*).

По средней линии хлоропласта у спирогиры расположены многочисленные пиреноиды, имеющие вид небольших округлых бесцветных телец. В процессе фотосинтеза в хлоропластах образуется крахмал, который откладывается вокруг пиреноидов в форме мелких зернистых глыбок. При усиленном фотосинтезе крахмал может откладываться также и в толще хлоропласта.

Кроме крахмала, в клетках зигнемовых встречаются также капли масла, дубильного вещества и кристаллы щавелевокислого кальция. Центральная клеточная вакуоля заполнена бесцветным клеточным соком, содержащим сахар и другие растворимые вещества, которые не только имеют значение питательных веществ, но и обусловливают тургор клетки.

Ядро у спирогиры очень крупное, гомогенное, с ясно заметным ядрышком. Оно расположено в центральной части клетки, окружено

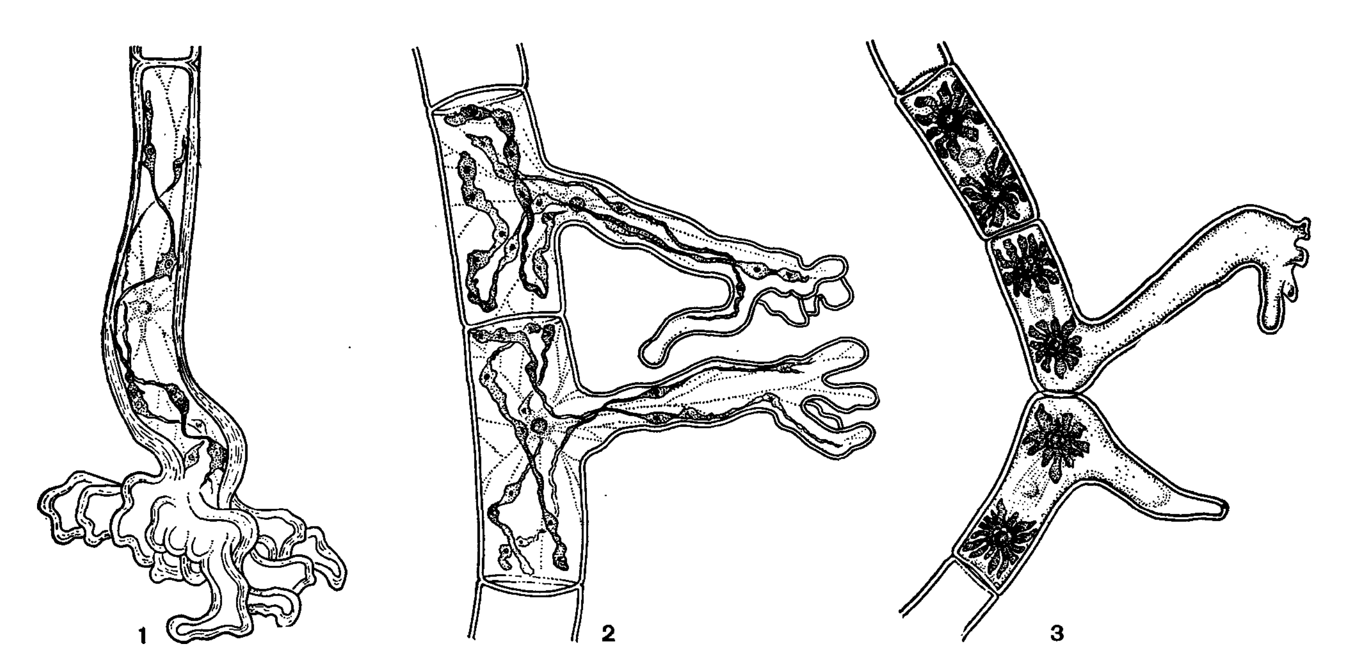


Рис. 243. Ризоиды у зигнемовых водорослей:

1 — на нижней клетке спирогиры; *2* — на срединных клетках спирогиры; *3* — то же у зигнемы.

слоем цитоплазмы и подвешено на плазматических тяжах, соединяющихся с постенным слоем цитоплазмы. У одних видов ядро имеет шаровидную форму, а у других — линзовидную и тогда ориентировано поперек оси клетки. Такое разнообразие формы ядра сочетается с некоторыми другими морфологическими и физиологическими признаками, в первую очередь с шириной клетки. Деление клетки, протекающее при благоприятных условиях в вечернее время в течение 1—1,5 *ч*, начинается прежде всего с деления ядра.

Для изучения тонкого строения клетки применяют соответствующую окраску. Обработка слабым раствором иода в иодистом калии быстро убивает клетки спирогиры и окрашивает содержащийся в них крахмал в синий цвет, а ядро и особенно ядрышко—в желтый. Если одновременно с иодом или после него обработать клетку водным раствором эозина, то получается двойная окраска: ядро и пиреноиды окрасятся в розовый цвет, а крахмал вокруг пиреноидов — в синий.

Размножение спирогиры, как и других зигнемовых, может быть вегетативным и половым. Вегетативное размножение происходит при случайном разрыве нитей на участки или при распадении их на отдельные клетки при неблагоприятных условиях. Из каждого отрезка нити и каждой неповрежденной клетки при нормальных условиях для роста и деления образуется новая нить.

Известны покоящиеся состояния вегетативных клеток, также служащие для размножения. Это апланоспоры, партеноспоры, акинеты. Апланоспоры образуются из вегетативных клеток путем сокращения их содержимого и развития вторичной оболочки, которая может быть сходной с оболочкой зигот. В роде спирогира пять видов размножается только апланоспорами. Возникновение партеноспор связано с аномалиями в конъюгации — они образуются из неслившихся гамет, но имеют форму и строение зигот. При образовании акинет в содержимом вегетативных клеток происходит накопление крахмала и масла, а оболочка их, обычно снабженная линией разрыва, значительно утолщается. Считается, что образование апланоспор и акинет — это способ перенесения неблагоприятных условий.

Половое размножение у всех зигнемовых — характерная конъюгация. Различают два основных типа конъюгации: лестничную и боковую. В процессе конъюгации нити водоросли довольно сильно изгибаются.

При лестничной конъюгации нити располагаются параллельно друг другу или попарно спирально сворачиваются по длине. При этом в двух сближенных нитях у противоположных клеток оболочка начинает образовывать выпуклости, направленные навстречу друг другу. Эти выпуклости, разрастаясь, превращаются в цилиндрические выросты, смыкающиеся своими концами. Разделяющая их пере-

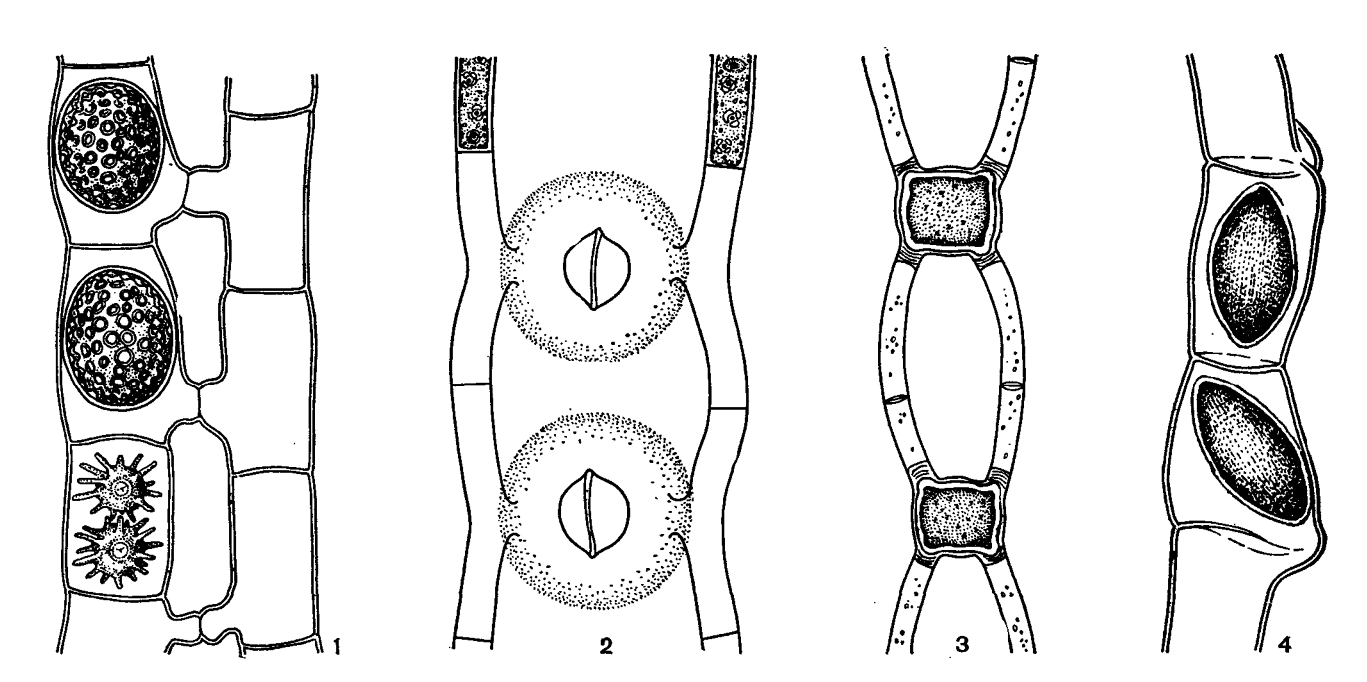


Рис. 244. Типы конъюгации у зигнемовых водорослей:

1 — лестничная конъюгация у зигнемы; *2,3* — то же у мужоции; *4* — боковая конъюгация у спирогиры.

городка растворяется, и в результате получается сквозной конъюгационный канал, соединяющий обе конъюгирующие клетки. Так как обычно этот процесс протекает во многих клетках сразу, то образуется подобие миниатюрной лестницы (табл. 36, *7*; рис. 244, *1*). Известны случаи лестничной конъюгации нескольких (до пяти) нитей между собой.

Боковая конъюгация протекает в одной и той же нити. В этом случае конъюгируют две соседние клетки с частичным растворением септы и образованием конъюгационного канала. Он обычно не такой длинный, как при лестничной конъюгации, и выглядит наподобие изогнутого рукава (рис. 244, *4*).

Одновременно с образованием конъюгационного канала внутри обеих конъюгирующих клеток происходят значительные изменения. Протопласт клетки сжимается, отстает от оболочки, хлоропласты теряют свою обычную форму и отчетливые контуры. У спирогиры одна из конъюгирующих клеток становится отдающей, другая — воспринимающей. Сжавшееся содержимое отдающей клетки в виде амебовидной гаметы перетекает через конъюгационный канал в другую, воспринимающую клетку, где оба протопласта сливаются. Продукт слияния, или зигота, округляется и покрывается толстой оболочкой. К моменту созревания зигота заполняется запасными питательными веществами, в частности большим количеством капель масла, а ее оболочка коричневеет. По форме зиготы у зигнемовых большей частью шаровидные или эллипсоидные, нередко сплющенные, линзовидные (рис. 244, 245). После периода покоя перед прорастанием зиготы в ее ядре, образовавшемся путем слияния двух ядер, происходят значительные изменения: оно дважды делится пополам и из четырех ядер три небольших дегенерируют, а одно крупное остается. Прорастает зигота у всех зигнемовых одной нитью (рис. 245, *4*).

Вегетативные клетки в конъюгирующих нитях, оставшиеся без конъюгационной пары, обычно не изменяются, но у некоторых видов они могут сильно вздуваться. Так, например, известен один вид спирогиры (Spirogyra bullata), у которого стерильные клетки даже принимают шаровидную форму и по ширине становятся в 3—4 раза больше клеток в вегетативной нити.

Оболочка зиготы у всех зигнемовых состоит в большинстве случаев из трех слоев, но нередко только из двух, а иногда и из большего количества слоев, отличающихся друг от друга толщиной, окраской и скульптурой. Среднюю оболочку, толстую, окрашенную и большей частью снабженную скульптурой, принято называть мезоспорием. Другие оболочки называют эндоспорием (внутренняя) и экзоспорием (наружная). По некоторым данным, в мезоспории содержится хитин. Скульптура мезоспория при рассматривании с поверхности, особенно при малых увеличе-

ниях микроскопа, может казаться однообразной, однако это не так. На зрелой зиготе нередко можно видеть продольную линию разрыва: вдоль нее разрывается мезоспорий при прорастании зиготы. Многообразие типов скульптуры мезоспория представлено на рис. 246.

Форма зигот, строение их оболочек, характер и степень вздутия клеток при конъюгации — все это признаки, крайне необходимые для точного определения видов у зигнемовых водорослей. Установление видовой принадлежности собранных в природе зигнемовых водорослей только по вегетативным признакам, в частности по ширине клетки и числу хлоропластов, совершенно невозможно. Более того, без фертильной стадии невозможно различить не только виды, но даже некоторые роды. Так, например, у рода сирогониум клетки, очень похожие в вегетативном состоянии на спирогиру, в отличие от последней, перед конъюгацией делятся на две неравные клетки и собственно конъюгационной клеткой становится только бо́льшая по размеру, которая присоединяет к своему протопласту во время деления почти все содержимое сестринской стерильной клетки. У сирогониума, кроме того, еще отсутствует конъюгационный канал, взамен которого в местах соприкосновения коленчато-изогнутых нитей сразу происходит растворение клеточной оболочки (табл. 36, *6*).

Мужоция (Mougeotia) была описана шведским ботаником К. Агардом в 1824 г. и названа в честь французского врача А. Мужо (Mougeot). Это второй по численности род зигнемовых водорослей: в мире насчитывают 121 вид, а в СССР встречено свыше 35 его представителей.

Мужоция, ширина клеток которой колеблется от 3 до 63 *мкм*, характеризуется хлоропластом в виде широкой осевой пластинки (рис. 241, *1*). В нем находятся несколько пиреноидов, разбросанных по всему хлоропласту или расположенных в один ряд (табл. 36, *2*). В центре, несколько сбоку к хлоропласту, прилегает слегка приплюснутое ядро.

Особенность хлоропласта мужоции — его высокая подвижность. При ярком освещении хлоропласт поворачивается на 90° вокруг своей оси и тогда выглядит не привычной для глаза широкой пластинкой, а узкой зеленой полоской, проходящей по середине клетки от одного ее конца до другого. С несомненностью доказано наличие в постенной цитоплазме клеток мужоции особой спиральной структуры, что при определенных условиях (продолжительность освещения и его высокая интенсивность) приводит к спиральному закручиванию и хлоропласта, становящегося похожим на хлоропласт спирогиры. Сходство со спирогирой еще усиливается, если хлоропласт у мужоции делится вдоль полностью или частично, тогда внутри клетки оказываются две спирально закрученные ленты.

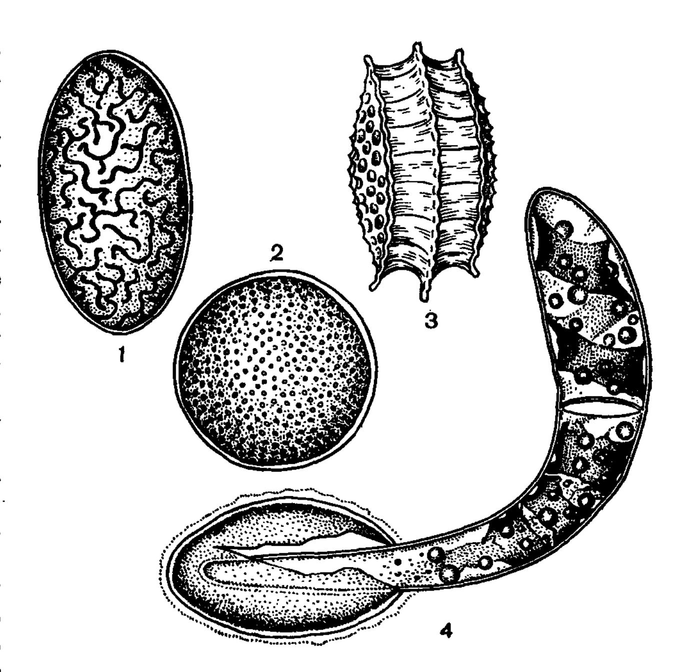


Рис. 245. Зиготы зигнемовых водорослей и их прорастание:

1—3 — зиготы различной формы; *4* — прорастающая зигота спирогиры.

Зигнема (греч. «дзигон» — пара, «нема» — нить) — третий крупный род зигнемовых. С момента выделения этого рода Агардом в 1817 г. в мире описано 126 видов, из них в СССР найдено около 20.

Зигнему без труда можно узнать по двум крупным хлоропластам звездчатой формы (рис. 241, *2*). Внутри каждого из них имеется крупный пиреноид. В центре клетки, между хлоропластами, лежит ядро. Клетки зигнемы, как и мужоции, богаты дубильными веществами, имеющими вид блестящих капелек. Нити зигнемы, имеющие ширину от 5 до 60 *мкм*, одеты слизистым чехлом, еще более мощно развитым, чем у спирогиры. При неблагоприятных условиях нити зигнемы особенно легко (по сравнению с остальными зигнемовыми) распадаются на отдельные клетки.

Конъюгация у мужоции и зигнемы лестничная и боковая. Но если у спирогиры зиготы формируются только в клетках, то у видов мужоции и зигнемы они могут образовываться также в конъюгационном канале (табл. 36, *3*, *4*), разрастаясь иногда до наружных стенок образовавших их клеток (рис. 244, *3*). В некоторых случаях конъюгационные каналы не образуются, и тогда зиготы лежат свободно между клетками (рис. 244, *2*). Такую конъю-

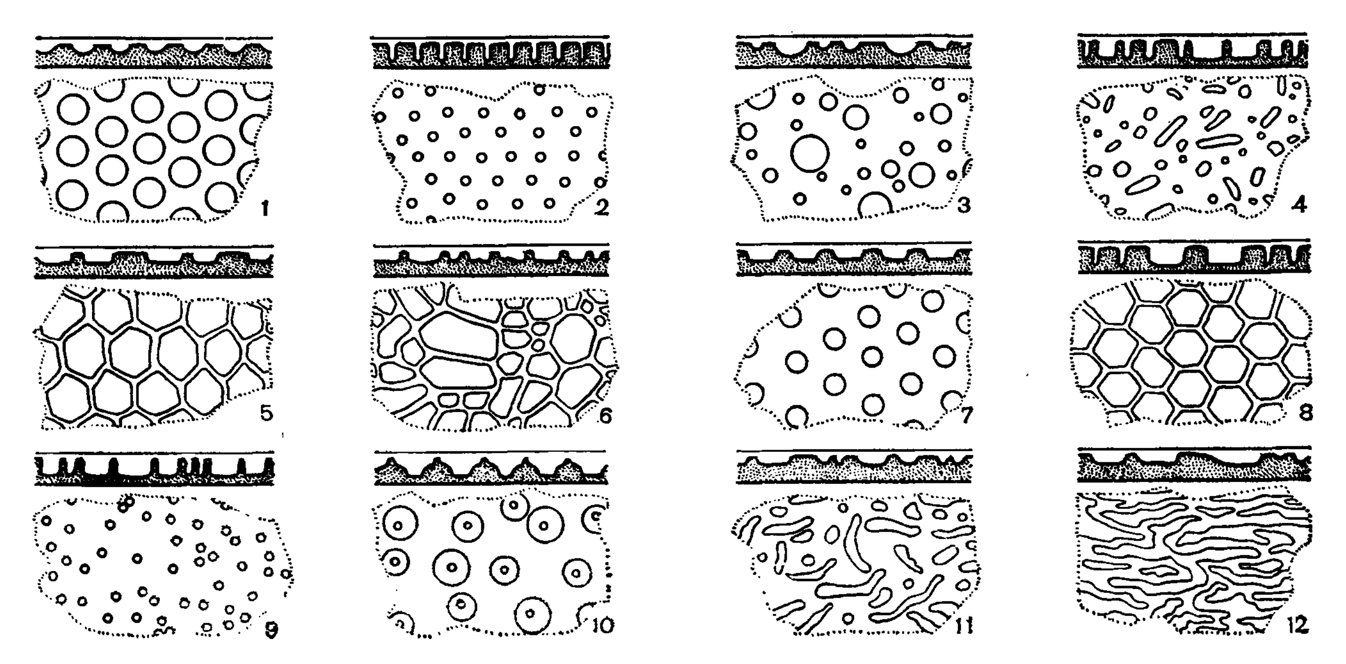


Рис. 246. Разнообразные типы скульптуры у зигот зигнемовых водорослей (схематизировано): вверху — поперечный разрез, внизу — вид с поверхности.

гацию называют экстрацеллюлярной (внеклеточной), в противовес обычной интрацеллюлярной (внутриклеточной) копъюгации.

Особенность конъюгации у мужоции заключается в том, что зигота еще до образования оболочки отделяется от образовавших ее клеток двумя, тремя или четырьмя перегородками. Замечено также, что у мужоции при формировании зиготы в клетках сохраняется остаточная цитоплазма в виде разбросанных мелких глыбок, а у близкого рода *темногаметум* (Temnogametum) формирование гаметы происходит как у сирогониума, т. е. не только из всего содержимого собственно конъюгационной клетки, но и большей части сестринской стерильной клетки (табл. 36, *5*).

Форма зигот у видов мужоции и зигнемы очень разнообразна: шаровидная, эллипсоидная, кубическая, полиэдрическая, цилиндрическая и т. д., но чаще зиготы сплющены и поэтому имеют разный вид с широкой и узкой стороны. Мезоспорий часто и разнообразно скульптурирован, а у некоторых видов окрашен не в обычный желтовато-коричневый, а в голубой и синевато-зеленый цвета (табл. 36, *4*).

Зигнемовые водоросли — по преимуществу обитатели пресных вод. Их массовое развитие чаще можно наблюдать в стоячих или слабопроточных водах, сравнительно чистых, хорошо прогреваемых и освещенных: прудах, озерцах, природниковых лужах, ручьях и прибрежье рек. В больших озерах зигнемовые развиваются в литоральной зоне. Здесь часто попадаются прикрепленные формы. Морских видов среди зигнемовых нет, но все же имеется несколько представителей, выдерживающих широкую амплитуду солености воды — от сильно опресненной до 8,5 — 9,7‰. Замечено также, что виды мужоции предпочитают известкованную воду, а широко распространенный представитель близкого к зигнеме рода *зигогониум* (Zygogonium ericetorum) населяет главным образом кислые воды. Зигнемовые водоросли можно встретить и на увлажненной почве, и на орошаемых скалах, и вблизи горячих и минерализованных источников. В горных районах отмечены своеобразные «рекорды высоты», достигнутые зигнемовыми: Spirogyra varians была найдена на высоте 3400 *м* над уровнем моря в Заилийском Алатау, а Spirogyra borgeana — на высоте свыше 5600 *м* над уровнем моря в Тибете.

Три рода из зигнемовых водорослей — спирогира, мужоция и зигнема — имеют наибольшее количество видов, которые в большинстве относятся к повсеместно распространенным. Другие роды характеризуются сравнительно малым количеством видов и ограниченным распространением. Так, виды рода темногаметум найдены только в тропических и субтропических областях, а виды рода *сирокладиум* известны только на территории Индии. У родов зигогониум и сирогониум соответ-

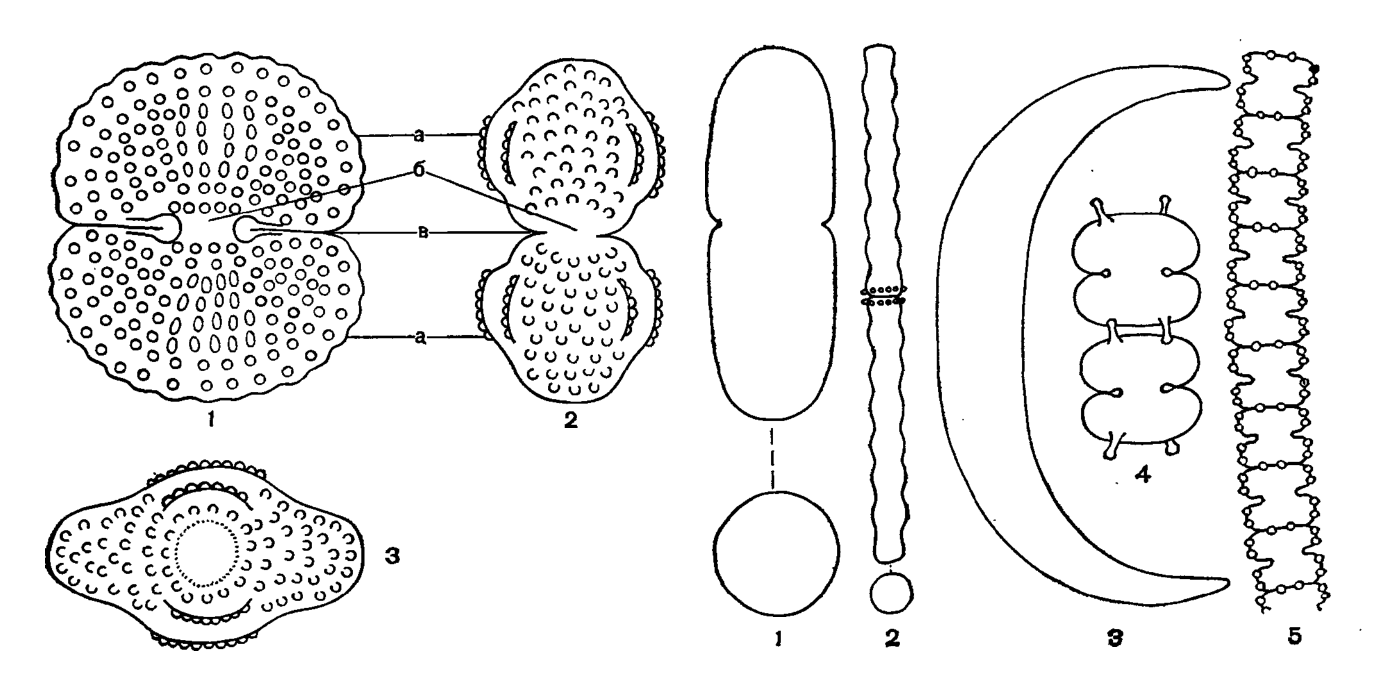


Рис. 247. Внешний вид типичной клетки десмидиевой водоросли в трех разных положениях (схема):

1 — вид спереди; *2* — вид сбоку; *3* — вид сверху. *а* — полуклетки, *б* — перешеек, *в* — синус.

Рис. 248. Разнообразие формы клеток у десмидиевых водорослей:

1 — Actinotaenium cucurbitinum, внизу — вид сверху; *2* — Docidium undulatum, внизу — вид сверху; *3* — Closterium manschuricum; *4* — Sphaerozosma filiformis; *5* — Teilingia granulata.

ственно 22 и 15 видов имеют узкоочерченные ареалы с определенной экологической приуроченностью, и только Zygogonium ericetorum и Sirogonium sticticum широко распространены на всех континентах с большим диапазоном экологических условий. Несомненно, по мере расширения исследований в природе и дальнейшего изучения особенностей развития зигнемовых водорослей границы ареалов многих видов и даже родов будут расширяться и уточняться.

ПОРЯДОК ДЕСМИДИЕВЫЕ (DESMIDIALES)

Десмидиевые водоросли характеризуются удивительным разнообразием очертаний, красотой форм и замечательной симметрией клеток. Водоросли, входящие в состав этого порядка, издавна привлекали к себе внимание не только профессиональных исследователей, но и любителей, благодаря чему сейчас эта группа насчитывает уже около 4000 видов. Уникальные черты организации, своеобразие вегетативного деления и полового воспроизведения, особенности строения оболочки и высокая степень физиологической избирательности среды продолжают и теперь вызывать у исследователей глубокий интерес к десмидиевым.

Общее название «десмидиевые» (греч. «десмос» — связка) было дано этим водорослям в середине прошлого века в связи с тем, что наиболее часто встречаемые и широко распространенные их представители, первыми ставшие известными исследователям, имели клетки, соединенные в длинные нити или цепочки, хотя преобладающее большинство ныне известных форм существуют как одноклеточные организмы. Более того, под этим же названием в течение длительного времени объединяли три различных порядка в классе конъюгат, так как к десмидиевым до недавнего времени относили, кроме порядка собственно десмидиевых, также представителей порядков мезотениевых и гонатозиговых.

Форма клеток. Десмидиевые водоросли в основном одноклеточные организмы. Реже среди них встречаются и колониальные организмы, образующие длинные нити и цепочки или рыхлые колонии. Типичная клетка десмидиевых водорослей (рис. 247) состоит из двух симметричных половинок, так называемых *полуклеток*, каждая из которых является зеркальным отражением другой. Благодаря своеобразному способу деления клеток у десмидиевых, которое будет описано ниже, одна полуклетка всегда старше другой. Обе полуклетки соединены между собой более узкой частью — перешейком. Угол, возникающий между двумя полуклетками в результате сжатия или сужения клетки, называют синусом.

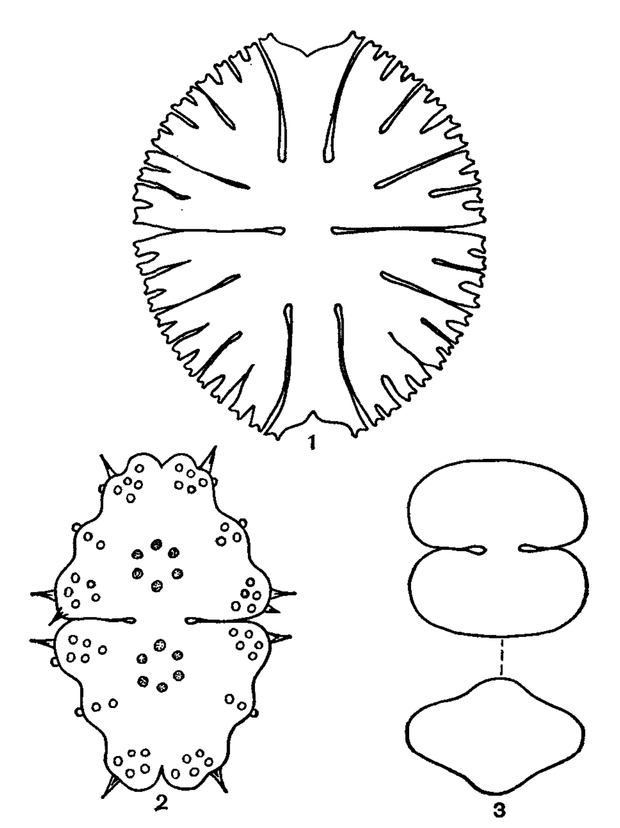


Рис. 249. Разнообразие формы клеток у десмидиевых водорослей:

1 — Micrasterias rotata; *2* — Euastrum divaricatum; *3* — Cosmarium protuberans, внизу — вид сверху.

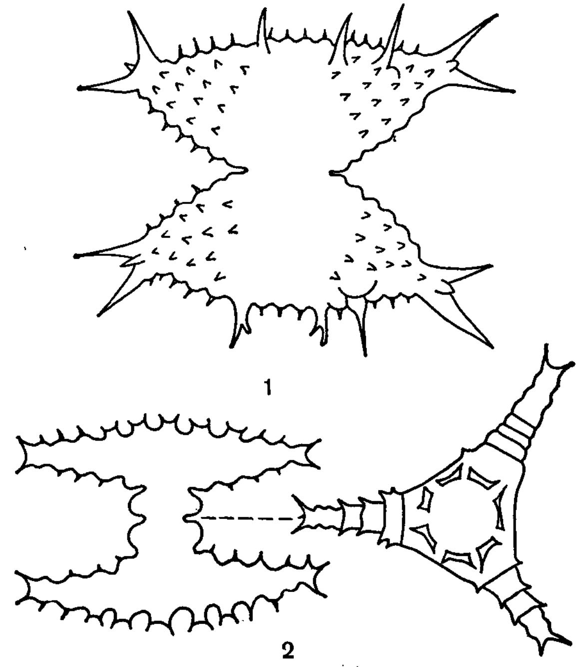


Рис. 250. Разнообразие формы клеток у десмидиевых водорослей:

1 — Staurastrum pelagicum; *2* — Staurastrum cyclacanthum, справа — вид сверху.

Он может быть узким и длинным, закрытым или открытым, с краями, расходящимися наружу от острой или закругленной верхушки.

Внешний вид клеток десмидиевых в большинстве случаев зависит от того, с какой стороны их рассматривают под микроскопом. Различают вид спереди (с широкой, лицевой стороны), вид сбоку и вид сверху (или снизу, рис. 247). Таким образом, клетки имеют три плоскости симметрии. Разнообразие очертаний клетки с различных сторон имеет большое значение в систематике десмидиевых. Несколько видов могут иметь очень сходные очертания при рассматривании их спереди, но при этом резко отличаться друг от друга при рассматривании сбоку или сверху. Однако клетки некоторых видов из родов *доцидиум* (Docidium) и *актинотениум* (Actinotaenium) сверху округлые и, следовательно, имеют одинаковые очертания при любых поворотах вокруг длинной оси (рис. 248, *1*, *2*). Своеобразно строение клетки у видов *клостериума* (Closterium, рис. 248, *3*). Они обычно сужены к концам, не перешнурованы и имеют более или менее серповидную форму, в результате образуются неодинаковые спинной и брюшной края. Спинной край бывает более или менее выпуклым, а брюшной — вогнутым или почти прямым. Однако ясная симметрия полуклеток сохраняется.

Перешнурованные виды десмидиевых, к которым относится большинство этих водорослей, характеризуются огромным разнообразием формы клеток (рис. 249, 250). У одних клетки сильно вытянутые, цилиндрические, в поперечном сечении округленные или звездчатые; у других — сильно сжатые и плоские. У некоторых представителей развиваются особые отростки и шипы на углах полуклеток. У рыхло-колониальных и нитчатых десмидиевых клетки соединены особыми образованиями (бугорками, гранулами, выступами) или слизью (рис. 248, *4*, *5*).

Одним из наиболее характерных признаков десмидиевых является чрезвычайное многообразие очертаний клеток. Края их часто разделены на дольки, или сегменты, или сильно изрезаны. Самые сложные очертания — у клеток из родов *микрастериас* (Micrasterias), *эуаструм* (Euastrum) и *стаураструм* (Staurastrum) (табл. 37, *4*, *5*; рис. 249, *1*, *2*; 250). Форма и очертания клеток имеют большое значение при определении отдельных видов.

Оболочка клеток. Клетки десмидиевых обладают слоистой оболочкой. Новейшие исследования показали, что она состоит из трех слоев. Самый внешний слой, который до недавних пор не был известен исследователям, кажется под электронным микроскопом то петлеобразным, то гладким или имеет вид пчелиных

сот. Химическая природа этого слоя еще неизвестна. Предварительные исследования показывают, что он содержит пектинообразное вещество. У *молодых* клеток *внешний слой* оболочки тонкий, у старых достигает значительной толщины. За внешним слоем следует **первичная оболочка**, затем **вторичная оболочка** — самый внутренний слой. Первичная и вторичная оболочки при рассматривании клетки в световом микроскопе не отличаются друг от друга и представляются как один целлюлозосодержащий слой. Однако с помощью электронного микроскопа можно хорошо различить их строение. Первичная оболочка состоит из тончайших волоконец — **микрофибрилл**, имеющих вид пучков соломы, которые перекрещиваются друг с другом. Вторичная оболочка состоит из более широких волоконец — **фибриллярных лент**, расположенных параллельно микрофибриллам первичной оболочки. Такая оболочка служит хорошей защитой и опорой для содержимого клетки.

Сложность строения оболочки у десмидиевых водорослей усугубляется также наличием в ней особых круглых или овальных отверстий — пор. Они имеют разное значение. Прежде всего поры служат для выделения экскреторной слизи, которая постоянно окружает клетки десмидиевых. Через поры удаляются из клетки ненужные продукты жизнедеятельности. Поры служат и для поступления питательных веществ из окружающей среды в клетку, так как внешний слой оболочки сам по себе непроницаем.

Расположение пор в оболочке у разных видов десмидиевых бывает очень разнообразным. У некоторых представителей поры очень мелкие и многочисленные. Они сосредоточиваются в определенных местах или равномерно распределяются по всей оболочке. У других видов поры бывают крупными и немногочисленными. Они также располагаются в определенных местах, чаще на концах клеток. У третьих видов имеются и мелкие и крупные поры и расположение их также бывает различным.

Поры у десмидиевых представляют собой не просто отверстия в оболочке, а имеют часто сложное строение. Исследования под электронным микроскопом показали, что у этих водорослей имеются два типа строения порового аппарата — тип клостериума и тип *космариума*.

У представителей рода клостериум поровый аппарат наиболее примитивен. Он состоит из порового канала обратноворонкообразной формы (рис. 251, *1*), узкая часть которого, являющаяся собственно порой, расположена во внешнем слое оболочки, а более широкая часть проходит через первичную и вторичную оболоч-

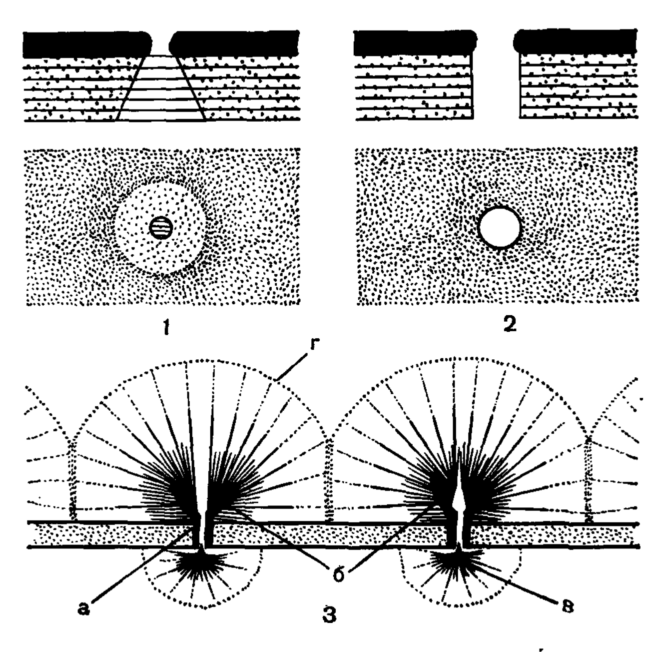


Рис. 251. Строение порового аппарата клеток у десмидиевых водорослей:

1,*2* — общие схемы основных типов порового аппарата в разрезе (вверху) и с поверхности (внизу) (*1* — тип клостериума, *2* — тип космариума); *3* — схематическое изображение электронно-микроскопической картины порового аппарата у Micrasterias rotata (поперечный разрез): *а* — поровые нити, *б* — конечные запонки, *в* — поровая луковица, *г* — слизистые призмы.

ки. Фибриллы этих оболочек пронизывают широкую часть канала, закрывая его своеобразным ситом, через которое может проходить клеточное вещество и выбрасываться наружу через узкую часть. Поровый аппарат типа космариума характеризуется наличием свободного сквозного канала (рис. 251, *2*), обычно снабженного различными приспособлениями.

Самое сложное строение порового аппарата встречается, например, в роде микрастериас (рис. 251, *3*). Здесь настоящий поровый канал снабжен особыми **поровыми нитями**. Снизу *он начинается* на внутренней границе вторичной оболочки **поровой луковичкой**, проходит через первичную оболочку и внешний слой и заканчивается над внешним слоем конечными **запонками**. Поровые нити — трубоподобные образования, которые расширяются наружу в бокаловидные конечные запонки. Поровые луковички имеют вид коротеньких гвоздиков с широкой шляпкой, которые погружены своим острием в поровый канал: они сидят в поровом канале, как затвор умывальника в отверстии для стока. Это приспособление в поровом аппарате имеет большое значение. С его помощью поры по мере надобности могут то открываться, то закрываться. В данном случае поровый механизм служит не только для выделения отбросов и

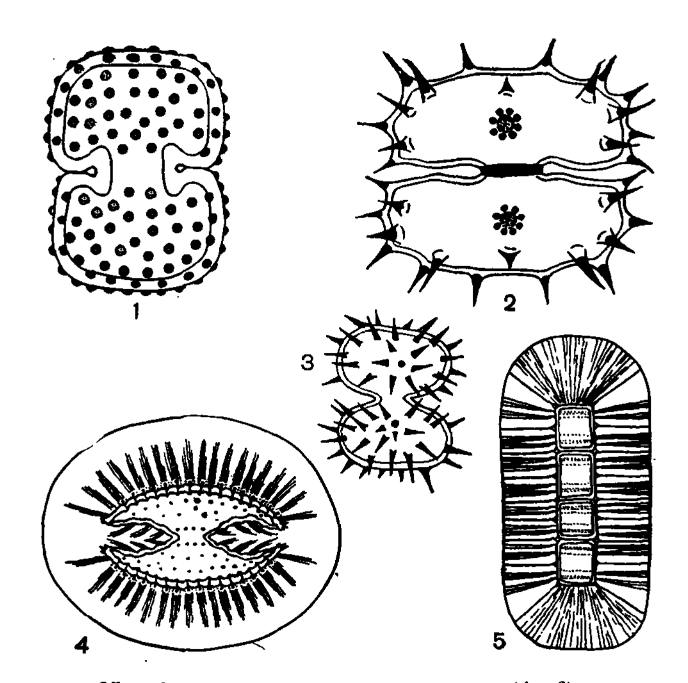


Рис. 252. Отложение железа на клетках (*1—3*) и слизистые покровы (*4,5*) у десмидиевых водорослей:

1 — Cosmarium quadrum; *2* — Xanthidium aculeatum; *3* — Staurastrum gladiosum; *4* — Staurastrum sonthalianum; *5* — Hyalotheca mucosa.

поступления питательных веществ, но и предохраняет клетку от нежелательной потери клеточного вещества, а также проникновения в клетку вредных веществ снаружи.

Кроме пор, структура внешней оболочки десмидиевых может быть усложнена наличием особых скульптурных украшений: гранул, ямок, бородавок и шипов, большинство которых расположены в определенном порядке. Они отдельно или в сочетании с особыми выпуклостями, буграми и отростками оболочки создают удивительные узоры, которые придают особую красоту и разнообразие десмидиевым. Эти скульптурные украшения являются важными систематическими признаками при различении таксономических единиц порядка.

Внешний слой оболочки у многих десмидиевых бывает пропитан соединениями железа, отложения которых располагаются у разных видов по-разному, в зависимости от их принадлежности к тому или другому роду. Железо часто откладывается в местах скульптурных украшений и особенно часто в районе перешейка (рис. 252, *1—3*). У отдельных видов железа откладывается так много, что оболочка их клеток приобретает желтый, ржавый или темно-коричневый цвет. Способность клеток десмидиевых к накоплению железа считается хорошим систематическим признаком, но все же у некоторых родов оно до сих пор не обнаружено.

Внешний слой оболочки благодаря присутствию пектина и наличию пор часто образует толстый слизистый покров, полностью окутывающий особь или — у нитчатых форм — всю нить (рис. 252, *4*, *5*). С помощью этого слизистого покрова многие десмидиевые приклеиваются к высшим водным растениям или другим водорослям; другие же увеличивают свою плавучесть для парения в воде.

У некоторых представителей клетки объединены в нити посредством слизистых тяжей, проходящих между прилегающими верхушками смежных клеток. При этом связь клеток оказывается настолько крепкой, что нити разрываются намного легче в районе перешейка клетки, чем в точках верхушечного прикрепления. Такое склеивание посредством слизи, выделяющейся между прилегающими верхушками клеток, иногда дополняется развитием верхушечных отростков оболочки клеток, как у видов родов *сферозосма* (Sphaerozosma) и *тейлингия* (Teilingia) (рис. 248, *4*, *5*).

У колониального рода *космокладиум* (Cosmocladium) клетки удерживаются вместе с помощью слизистых стебельков, образуя небольшую, разветвленную, свободноплавающую колонию (рис. 260, *1*, *2*). У рода *оокардиум* (Oocardium) колония имеет вид полушария, достигающего в диаметре 1—2 *мм* и прикрепляющегося к известковым скалам. Она состоит из более или менее параллельных, расходящихся лучами слизистых нитей значительной толщины. Каждая нить расширяется по направлению к поверхности колонии и иногда разветвляется. На свободном конце каждой слизистой нити расположена одна клетка. Она размещена так, что ее продольная ось лежит перпендикулярно к оси слизистой нити (рис. 260, *3*).

У некоторых видов образуется очень плотная слизь, которая окружает клетку в виде футляра и служит защитой при неблагоприятных условиях: она предохраняет клетку от недостатка влаги и защищает ее от высыхания.

Движение клеток. Десмидиевые водоросли обладают способностью двигаться с помощью особой слизи, которая выделяется через специальные крупные поры, размещенные на концах клеток. Движение свойственно всем представителям десмидиевых, но особенно хорошо оно изучено у видов рода клостериум. Движение у них осуществляется таким образом. Один конец клетки клостериума временно прикрепляется к субстрату, а другой конец выполняет ритмические колебательные движения под углом в 180°. Через некоторое время свободный конец клетки прикрепляется к субстрату, а колебательные движения начинает первый конец. Так, прикрепляясь то одним, то другим концом, клетка клостериума передви-

гается по субстрату. При температуре воды ~33 °С смена позиции клетки происходит через 6—8 *мин*. У других родов также отмечено неправильное, порой спазматическое движение, но иногда оно имеет плавный характер. Некоторые виды образуют слизистые «ножки», приподнимающие клетку над субстратом.

Все десмидиевые положительно фототаксичны. В ясные солнечные дни они всегда собираются у поверхности воды. Если склянку с живыми десмидиевыми водорослями поставить на окно, то через некоторое время клетки сконцентрируются на освещенной стороне.

Протопласт. У десмидиевых протопласт заполняет всю полость клетки. В цитоплазме находятся хлоропласты, ядро, вакуоли, кристаллики гипса и слизистые тельца.

Симметрия очертаний клеток и украшений оболочки у десмидиевых отражается на симметрии протопласта. Симметрично расположены и хлоропласты, что является отличительным признаком десмидиевых водорослей.

Хлоропласты. У десмидиевых водорослей хлоропласты бывают двух типов: осевые (или центральные) и постенные. У большинства видов встречается осевой хлоропласт, причем почти всегда по одному в каждой полуклетке. Однако у нескольких очень мелких форм, принадлежащих к роду космариум, и у некоторых других в центре каждой клетки имеется только один простой хлоропласт с одним пиреноидом. Хлоропласты имеют обычно густо-зеленый цвет и бывают очень разнообразной формы. Они могут иметь вид звездообразных тел *(пениум)*, осевых конусов с радиальными пластинками (клостериум), стенкоположных лент *(плеуротениум)*, осевых тел с радиальными лучами (космариум) и т. д. (рис. 253).

Постенные хлоропласты встречаются реже, чем осевые, и преимущественно у более крупных форм. У некоторых представителей, особенно из родов эуаструм и микрастериас, имеющих осевые хлоропласты, наблюдается тенденция к развитию и постенных хлоропластов. Центральная часть хлоропласта становится у них более тонкой и исчезает совсем, тогда как периферическая часть развивается очень хорошо. Иногда цельные пластинки хлоропластов в периферической части клеток разделяются на дольки или многочисленные короткие отростки, направленные вперед к оболочке клеток. Благодаря этому площадь хлоропласта значительно увеличивается, что улучшает восприятие света клеткой. Величина и характер расчленения хлоропласта могут быть различными у разных особей одного и того же вида в зависимости от условий их существования. При хорошем питании и освещении клеток хлоропласт хорошо развит и клетки окрашены

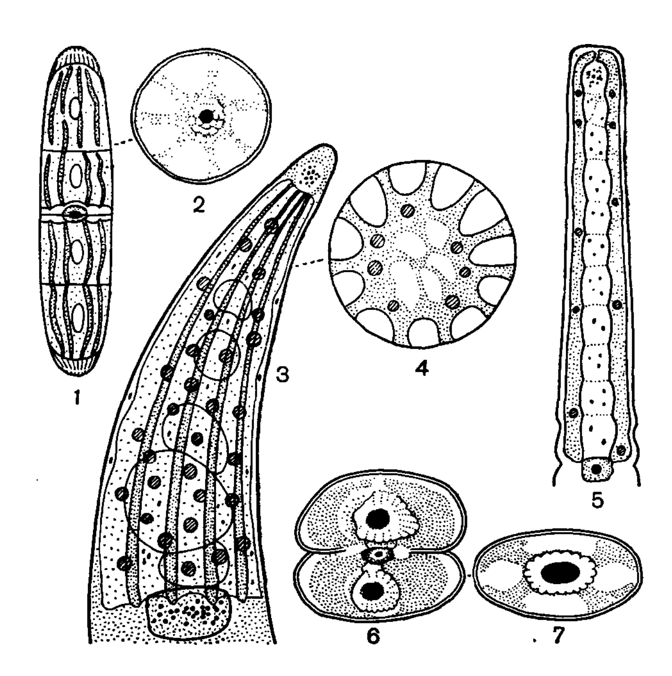


Рис. 253. Хлоропласты десмидиевых водорослей:

1,2 — Penium spirostriolatum; *3,4* — Closterium ehrenbergii; *5* — Pleurotaenium trabecula; *6,7* — Cosmarium depressum (*2, 4, 7* — вид на поперечном разрезе).

в темно-зеленый цвет. В неблагоприятных условиях (при недостаточном количестве питательных веществ, при отсутствии или, наоборот, большом избытке какого-нибудь одного вещества) хлоропласты развиваются слабо, преимущественно у стенок клетки. В таком случае клетки имеют бледно-зеленый или желтоватый цвет.

На внешний вид хлоропласта сильно влияет также количество крахмала, содержащегося в нем в виде свободных крахмальных зерен. Их иногда хорошо видно в живых клетках, но еще легче можно обнаружить, если окрасить клетку раствором иода, который вызывает посинение крахмала. Крахмальные зерна образуются и располагаются в основном вокруг пиреноидов. Они могут равномерно покрывать поверхность пиреноида или же располагаться на некотором расстоянии друг от друга. Иногда зерна крахмала возникают в строме хлоропласта. Если крахмала очень мало, то хлоропласт имеет тонкую и плотную структуру и кажется гладким. Иногда крахмала в хлоропласте бывает очень много, и в этих случаях хлоропласт становится массивнее, приобретает более грубую структуру и гранулированный внешний вид. При некоторых условиях крахмальные зерна выбрасываются из пиреноидов в больших количествах и распространяются по хлоропласту. Тогда хлоропласт в результате разбухания крахмальных зерен увеличивается в несколько раз, его структура нарушает-

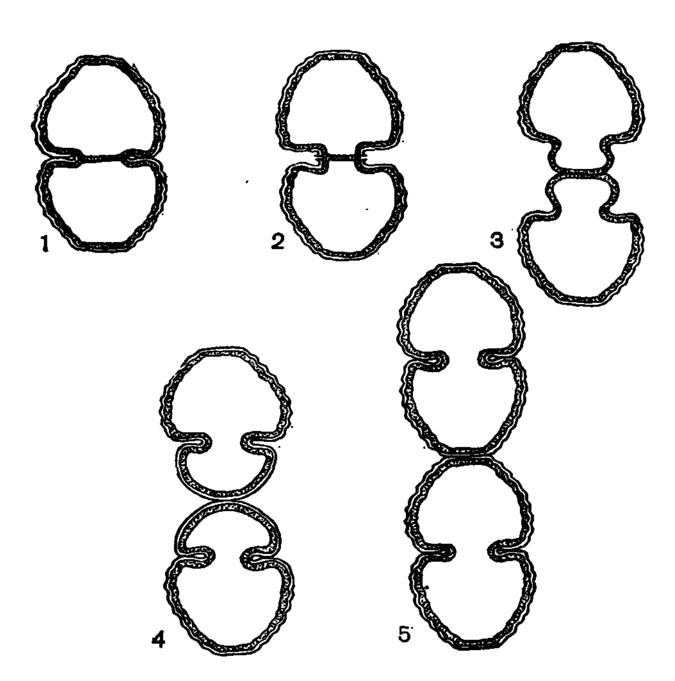


Рис. 254. Схема вегетативного деления клетки десмидиевых водорослей:

1—5 — последовательные стадии деления.

ся и он становится бесформенной массой. Это явление иногда вызывает замечательное разнообразие формы хлоропласта, особенно у видов клостериума, у которых относительная величина центральных осевых и радиальных ребер хлоропласта в большой степени зависит от количества присутствующего крахмала. Количество и положение хлоропластов имеют большое значение для определения некоторых видов и родов десмидиевых.

Количество и положение пиреноидов сильно варьируют у разных представителей десмидиевых и зависят от формы хлоропласта и условий существования клетки. У представителей большинства видов, имеющих крупные постенные хлоропласты, пиреноиды разбросаны без определенного порядка, порой малозаметны. Если виды имеют осевой хлоропласт, пиреноиды обычно находятся в тех частях клетки, в которых хлоропласт наиболее массивен. Количество пиреноидов, внедренных в ось осевого хлоропласта, зависит от его величины. У некоторых видов микрастериаса их может быть более ста, а у мелких видов обычно имеется только один пиреноид. В зависимости от массы накопленных питательных веществ количество пиреноидов изменяется.

Ядро. Десмидиевые водоросли — одноядерные организмы. Только иногда при нарушениях процессов деления клетки образуются уродливые формы, которые обладают двумя и большим количеством ядер.

Ядро у большинства видов десмидиевых занимает центральное положение, располагаясь посередине между хлоропластами двух полуклеток у неперешнурованных видов или в перешейке у перешнурованных видов. Величина ядра может колебаться от нескольких до 50 *мкм* в поперечнике. Ядро может иметь шаровидно-эллипсоидную, квадратную или прямоугольную форму. Ядра содержат одно или несколько ядрышек шаровидной формы. У разных видов число ядрышек и их величина зависят от величины клетки.

Вакуоли. Для протопласта десмидиевых характерны вакуоли. Обычно они содержат кристаллики гипса или слизистые тельца пектиновой природы. У тех форм, которые имеют постенные хлоропласты, эти вакуоли изредка размещены в цитоплазме, но у видов клостериума они могут оказаться в углублениях между продольными радиальными ребрами хлоропласта. Кроме того, здесь имеются также хорошо заметные вакуоли на концах клеток, содержащие, как правило, один или несколько кристалликов гипса. У видов космариума вакуоли размещены между хлоропластами обеих полуклеток в области перешейка.

При нормальных условиях число и расположение вакуолей у одного и того же вида бывают очень постоянными. В большинстве случаев в каждой полуклетке десмидиевых имеются одна крупная (основная) вакуоля и несколько более мелких вакуолей. Величина одних вакуолей может увеличиваться за счет слияния их с другими. При некоторых ненормальных условиях жизни протоплазма клеток десмидиевых может образовывать многочисленные вакуоли, иногда очень значительных размеров.

Вакуольная система десмидиевых послужила предметом многих исследований, но ее полное значение и возможная роль еще до сих пор не совсем ясны. Особенно разнообразные мнения были высказаны по поводу природы и назначения кристаллов гипса в вакуолях на концах клеток. Эти кристаллы находятся в постоянном броуновском движении. Число их в вакуолях зависит от возраста клеток и может изменяться под влиянием различных факторов окружающей среды. Иногда их бывает 1, 2, но не больше 10; в других случаях насчитывали более 40 кристаллов в каждой вакуоле. Во время деления клетки кристаллы гипса могут полностью исчезать.

В вакуолях многих десмидиевых встречаются еще особые слизистые тельца, имеющие вид маленьких подвижных зерен. Эти тельца состоят из органического вещества, так как при нагревании до +64 °С, а также в кислотах и щелочах они растворяются. По-видимому, они представляют собой запасные питательные ве-

щества, связанные каким-то образом с выделением слизи.

Размножение десмидиевых осуществляется вегетативным и половым путем.

Вегетативное размножение. Деление десмидиевых можно хорошо проследить на примере рода космариум. Сначала ядро, лежащее в районе перешейка, делится, образуя два ядра, которые расходятся к центрам обеих полуклеток. После того как ядра передвинулись в полуклетки, в середине перешейка образуется перегородка, тесно примыкающая своими краями к внутреннему слою оболочки (рис. 254, *1*). Затем область перешейка вытягивается, в результате чего две старые полуклетки отделяются одна от другой (рис. 254, *2*). Верхняя и нижняя части перешейка, лежащие по обеим сторонам поперечной перегородки, начинают раздуваться в виде пузырька, увеличиваться в размерах, после чего наступает расщепление самой перегородки (рис. 254, *3*). Образовавшиеся из раздувшихся частей перешейка молодые полуклетки начинают быстро расти и достигают нормального облика, оставаясь соединенными друг с другом своими вершинами (рис. 254, *4*, *5*). Когда клетки достигают зрелого возраста, их оболочка, являющая собой временное образование, отбрасывается и отпадает, наподобие линяющей кожи. Тогда клетки окончательно разъединяются и начинают самостоятельное существование.

Таким образом, как уже упоминалось, в каждой клетке оказываются более старая и более молодая полуклетки. На самых ранних стадиях развития содержимое молодых полуклеток бывает совершенно прозрачным, поэтому клеточные ядра, лежащие в области перешейка, бывают хорошо видны даже без специального окрашивания. Потом протоплазма становится густозернистой, заполняется вакуолями. Наконец, хлоропласты старых полуклеток удлиняются, делятся, и один из них переходит в молодую полуклетку. Иногда клетки после окончательного деления и завершения роста не распадаются, а образуют ложные нити, которые, однако, легко разрываются. В некоторых случаях ложные нити образуются путем сцепления верхушечных отростков и лопастей.

У неперешнурованных форм, как, например, у представителей родов клостериум или пениум, клеточное деление происходит еще более сложным образом.

Половое размножение. Как и у других представителей класса, конъюгация десмидиевых совершается безжгутиковыми апланогаметами, которые выполняют функцию половых клеток. Гаметы двух клеток сливаются, образуя зиготу. Зиготы известны для многих представителей десмидиевых, но подробности полового процесса были зарегистрированы только у нескольких видов. Это связано с тем, что половой процесс у этих водорослей довольно редко встречается в природе, а культивирование их до сих пор было малоуспешным.

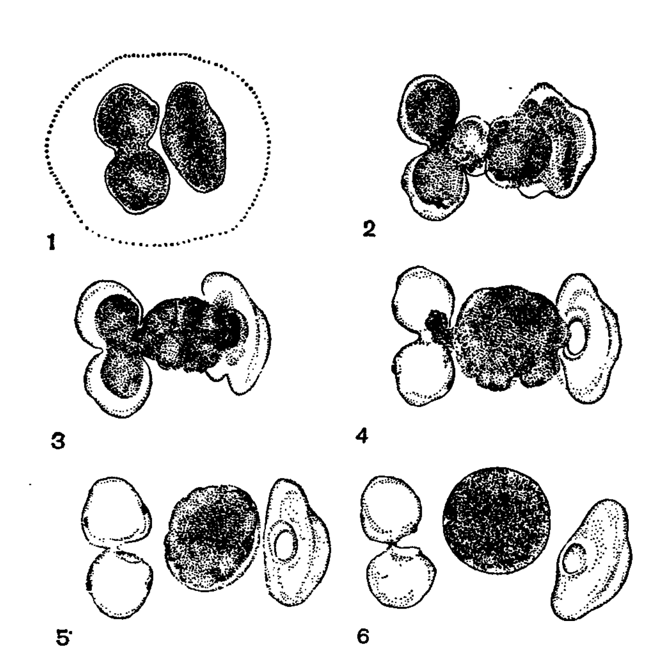


Рис. 255. Различные стадии конъюгации у Cosmarium botrytis:

1 — ранняя стадия (одна клетка лежит боком, другая — в поперечной плоскости, *вид сверху*); *2* — выработка копуляционного канала и начало копуляции; *3*,*4* — слияние содержимого обеих клеток; *5*, *6* — формирование зиготы.

У одного из видов космариума половой процесс начинается так: пары клеток с различным половым знаком располагаются рядом перпендикулярно одна к другой и выделяют слизь, которая их полностью окутывает (рис. 255, *1*). Некоторое время спаренные клетки лежат рядом, но к началу слияния гамет отодвигаются друг от друга. Первым симптомом наступающего слияния гамет является выработка копулирующими клетками цитоплазматических бугорков. Бугорки увеличиваются, растут навстречу друг другу и наконец соприкасаются, образуя копуляционный канал (рис. 255, *2*). Весь процесс длится в течение 1 *ч*. Как только бугорки соприкоснулись, протопласты обеих клеток начинают отделяться от клеточных стенок и двигаться к общему центру в копуляционный канал (рис. 255, *3*, *4*). К этому времени в каждой клетке в районе перешейка образуется отверстие, которое расширяется при выходе гаметы. Отделение протопласта от стенок обычно продолжается 13—25 *мин*. Через 4—7 *мин*, после того как протопласты соприкоснулись, слияние заканчивается и между пустыми оболочками образуется зигота не-

правильной формы (рис. 255, *5*, *6*). Иногда гаметы не отделяются полностью от оболочек клеток, и в таких случаях образовавшаяся зигота бывает прочно прикреплена к пустым оболочкам клеток.

В первые минуты образования зиготы в ней появляются многочисленные сокращающиеся вакуоли. Маленькие вакуоли сливаются в более крупные. Каждая вакуоля пульсирует в течение 4—7 *мин*, затем сжимается, и ее содержимое выходит наружу. Действие пульсирующих вакуолей длится от 4 до 32 *мин*, до тех пор пока прозрачные места зиготы перестают быть видимыми. За этот период (от 1 до 3,5 *ч*) зигота значительно сокращается. Внутри ее хлоропласты и пиреноиды располагаются в периферическом слое. Затем начинают появляться первые признаки орнаментации зиготы — конусовидные бугорки, разбросанные по ее поверхности. Постепенно они вытягиваются и приобретают вид шипов. За время разрастания шипов, которое продолжается 2—3 *ч*, зигота опять увеличивается в размерах и становится такой же, как при слиянии гамет.

До окончания роста шипов зигота сохраняет цитоплазматическую оболочку. Когда шипы полностью сформируются, происходит быстрое изменение в их преломляющем индексе, что говорит о том, что в это время образуется новый слой оболочки. В зрелой зиготе оболочка состоит из трех слоев.

Экзоспорий — это самый наружный, целлюлозный слой оболочки зиготы. Во многих случаях он бывает орнаментирован различными скульптурными украшениями. Окончательное формирование экзоспория происходит за несколько дней. Вначале он имеет вид тонкой кожицы, затем на нем образуются выросты различной длины и формы, заполненные протоплазмой. В дальнейшем выросты увеличиваются в размерах, уплотняются и превращаются в крепкие зубцы, шипы или разветвленные отростки. Иногда экзоспорий бывает бородавчатым, ячеистым или пунктированным. У представителей некоторых родов, особенно стаураструм и микрастериас, экзоспорий бывает очень сложно и определенно орнаментирован, что во многих случаях является хорошим признаком при определении вида. Средний слой оболочки зиготы — мезоспорий — также состоит из целлюлозы, пропитанной пробковидным веществом. Он бывает окрашен в коричневый, красный или оливковый цвет. Самый внутренний слой оболочки зиготы называют эндоспорием. Он состоит из целлюлозы и обладает способностью сжиматься. Формирование мезоспория требует более длительного времени, чем формирование экзоспория.

У представителей разных родов десмидиевых существует много мелких, но интересных различий в процессе конъюгации и формирования зигот. Во многих случаях между копулирующими клетками возникает копуляционный канал. Это приводит к значительному разнообразию зигот по форме, строению и положению в клетках. Так, кроме зигот, сразу освобождающихся от оболочек образовавших их клеток (рис. 256, *1*, *2*), у некоторых десмидиевых возникшие зиготы захватывают часть пустых полуклеток, а их углы оказываются снабженными роговидными выростами (рис. 256, *3*). У части представителей нитчатых форм перед началом копуляции происходит распад нити на отдельные клетки. При этом у рода *гиалотека* (Hyalotheca) копуляционный канал сохраняется до окончательного сформирования зиготы. Он значительно расширяется от образовавшейся в нем зиготы, и на нем остаются прикрепленными четыре пустые оболочки полуклеток (рис. 256, *4*). У других нитчатых десмидиевых зиготы располагаются или между двумя рядами пустых полуклеток (рис. 256, *5*), или внутри одной из копулирующих клеток (рис. 256, *6*). При этом наблюдается половая дифференциация. Одна из двух гамет — «мужская клетка» — постепенно переходит в копуляционный канал, а затем в другую — «женскую клетку». После слияния обеих гамет происходит развитие зиготы в «женской клетке». К ней прикреплены копуляционный канал и пустая оболочка «мужской клетки».

У десмидиевых может происходить также образование двойных зигот. Они развиваются при копуляции четырех клеток, возникших путем последовательного деления одной особи (рис. 256, *7*). У видов клостериума способ образования двойных зигот иной: в каждой клетке сначала развиваются две особые гаметы, которые, сливаясь, дают двойные зиготы. Очень редко в образовании зигот десмидиевых принимают участие три или четыре особи.

Конъюгация наиболее часто встречается у форм, имеющих наибольшие возможности для встречи физиологически разных клеток. Такая возможность чаще всего возникает у нитчатых и колониальных водорослей. Поэтому, например, представители гиалотеки и десмидиума часто встречаются в состоянии конъюгации. Однако у колониального космокладиума, где близость клеток, казалось бы, достаточно обеспечена общей колониальной слизью, конъюгация встречается редко. Вероятно, колонии часто представляют здесь чистые клоны (клон — потомство одной клетки, образовавшееся путем вегетативного размножения), и тогда конъюгация становится невозможной из-за отсутствия физиологически разных клеток.

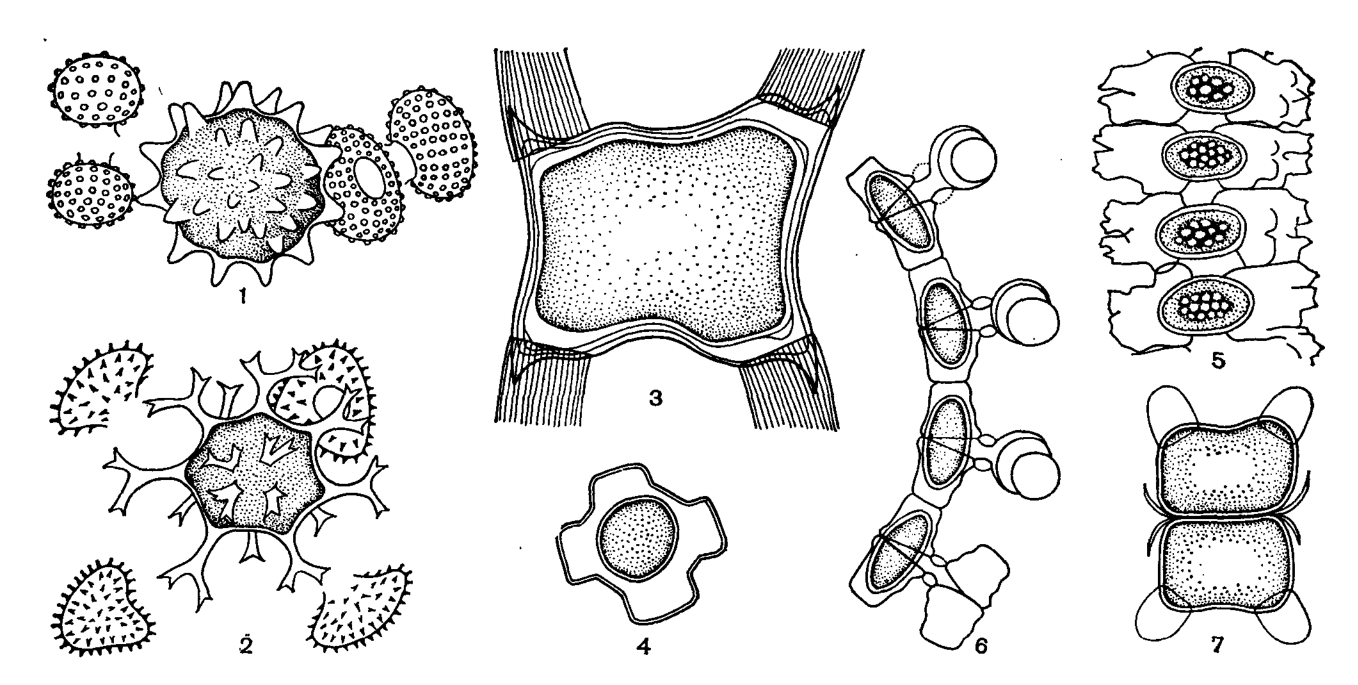


Рис. 256. Зиготы десмидиевых водорослей:

1 — Cosmarium portianum; *2* — Staurastrum hirsutum; *3* — Closterium kuetzingii; *4* — Hyalotheca dissiliens; *5* — Desmidium swartzii; *6* — Bambusina brebissonii; *7* — Penium didymocarpum.

После слияния гамет и образования зиготы наступает длительный период покоя, который может продолжаться всю зиму и больше. В зиготе два из четырех или один из двух хлоропластов разрушаются (в зависимости от того, сколько их в клетке). Ядра гамет лежат рядом во время периода покоя, а затем сливаются как раз перед прорастанием зиготы. Процесс прорастания зиготы удавалось наблюдать очень редко, и поэтому он еще слабо изучен.

Прорастание зигот у десмидиевых происходит весьма своеобразно. В отличие от других зеленых водорослей оболочка зиготы у них разрывается в самом начале прорастания, высвобождая в окружающую среду еще не разделенное содержимое. Освободившийся протопласт окружен только тонкой гиалиновой оболочкой, за которой следует тонкий слой, образованный липидными телами. Бóльшую часть протопласта занимают светлая вакуоля и два неслившихся хлоропласта. Далее в течение 1,5—2 *ч* оба хлоропласта постепенно продвигаются к противоположным сторонам протопласта, а его общий объем уменьшается в связи с постепенной потерей воды из вакуоли. Затем происходит деление диплоидного ядра. В результате двух последовательных делений, из которых первое является редукционным, образуются четыре гаплоидных дочерних ядра. Перед этим происходит разделение протопласта на две части. Обе части содержат по одному из первоначальных хлоропластов и по два сестринских ядра. Одно из ядер в каждом вновь сформированном протопласте отмирает, а другое увеличивается в размерах. В результате образуются два проростка. В дальнейшем посередине каждого проростка образуется перетяжка, типичная для большинства десмидиевых водорослей. Оболочка проростка всегда гладкая; он лишен типичных видовых признаков. При первом же вегетативном делении проросток приобретает типовые черты вида, образовавшего зиготу. Два проростка, образованные одной зиготой, имеют, как правило, различные половые знаки. Это говорит о том, что разделение полов у десмидиевых происходит при первом делении ядра. Однако у некоторых представителей число проростков достигает четырех, а иногда развивается всего один проросток.

У десмидиевых довольно часто встречаются межвидовые половые гибриды, особенно у родов микрастериас и эуаструм, и в этом случае две зрелые полуклетки имеют признаки двух различных видов.

В некоторых случаях при определенных условиях начавшийся процесс копуляции прерывается. Тогда содержимое готовой к копуляции клетки округляется и окружается плотной оболочкой. Образуются так называемые п а р т е н о с п о р ы, которые по своей форме и строению очень напоминают зиготы. Однако, в отли-

чие от последних, они бывают значительно меньших размеров и имеют только одно ядро. Изредка встречается еще один вид спор — апланоспоры. Они, как и партеноспоры, образуются из всего содержимого клетки и покрываются особой плотной оболочкой, но возникают без всякого участия полового процесса, под воздействием резких колебаний температуры или при внезапном и почти одновременном старении оболочки обеих полуклеток. У десмидиевых имеются еще так называемые хламидоспоры. Они представляют собой бесполые стадии, которые образуются при неблагоприятных для жизни водоросли условиях. При их образовании содержимое более старой полуклетки передвигается к границе между двумя полуклетками, выделяет новую оболочку и отделяется от оболочки старой полуклетки. Развивающаяся хламидоспора покрывается толстой бесцветной оболочкой, состоящей из двух половинок. В благоприятных условиях хламидоспора делится и прорастает, образуя вполне нормальные особи.

В некоторых случаях при прорастании зиготы, а также при вегетативном делении клеток наблюдаются сильные отклонения формы клеток от нормального типа. В результате получаются различные уродливые (тератологические) формы. Наблюдения тератологических форм показало, что они могут возникать от различных причин. Так, при неполном клеточном делении происходит только деление ядра, а разделительная поперечная перегородка между полуклетками не образуется, в результате чего возникают уродливые клетки, состоящие из трех частей. Крайние части представляют собой нормальные полуклетки, а посередине между ними находится уродливая вздутая часть различной формы. Неполное деление встречается у большинства десмидиевых, особенно часто у родов космариум и клостериум. Особенностью некоторых видов является образование аномальных форм с неодинаковыми очертаниями вполне развившихся полуклеток и совершенно нормальной оболочкой. У рода клостериум, например, часто наблюдаются сигмоидные формы, у которых одна полуклетка повернута к другой на 180°.

Особенно большое разнообразие аномальных форм однажды удалось наблюдать у одного вида эуаструма (Euastrum didelta), собранного в высокогорном болоте в Украинских Карпатах. Здесь встречались клетки с двойными и тройными полярными лопастями, а также с резкими различиями в морфологии материнской и дочерней полуклеток, которые заключались в неодинаковом числе боковых извилин или в полном отсутствии извилин и более упрощенной полярной лопасти. Иногда лопасти совершенно отсутствовали и одна из полуклеток имела округленные очертания, напоминающие полуклетку космариума. Некоторые клетки вдобавок срастались между собой попарно в одном участке полуклетки, образуя что-то вроде «сиамских близнецов». Аномальные формы возникают, по-видимому, при неблагоприятных условиях существования клеток и особенно часто встречаются осенью, однако их наблюдали и в летнее время — в июле и августе. Возможно, прямой причиной являются здесь резкие колебания температуры в течение суток, так как аномальные формы особенно обычны в полярных и высокогорных холодных областях.

Местообитание и распространение. Десмидиевые — типично пресноводные организмы, морских видов среди этих водорослей нет. Правда, некоторые из них были найдены в слабосолоноватых водоемах морских побережий или в более соленых континентальных водоемах, однако существует мнение, что десмидиевые попадают туда случайно и через некоторое время погибают.

Десмидиевые предпочитают открытую местность, их редко можно увидеть в тенистых лесах и глубоких канавах. Встречаются они в небольших водоемах и часто обильно населяют пруды, спокойные горные озера со скалистым дном и скалистыми берегами. В быстро текущей воде их, как правило, не обнаруживают. Живут они также в речках среди обрастаний, на влажных скалах, в гипновых и сфагновых болотах. Сфагновые болота — постоянные места обитания десмидиевых, однако здесь численность их зависит от того, к какому типу относится болото. Огромное разнообразие форм десмидиевых встречается в сфагновых низинных болотах (эвтрофных и мезотрофных). Здесь они образуют или слизистые скопления, свободно плавающие в понижениях между кочками, или бурые и зеленые пленки на листьях и стеблях мхов или на отмерших стеблях высших растений. Иногда их можно обнаружить лишь на ощупь — по скользким, влажным стеблям и листьям сфагнума. Лучший способ сбора десмидиевых в таких случаях — это выжимание воды из мхов через планктонную сетку или без нее. Олиготрофные сфагновые болота характеризуются бедным качественным и количественным составом десмидиевых водорослей.

Растут десмидиевые главным образом в мягких водах с низким pH и при наличии гуминовых кислот (в сфагновых низинных болотах), но некоторые виды клостериума и стаураструма обитают в нейтральных и даже щелочных водах. Большинство видов десмидиевых предпочитают чистые воды, но ряд представителей родов клостериум, космариум и стаураструм

встречаются и в сильно загрязненных местах, в сточных водах, развиваясь в некоторых случаях в массовом количестве. Некоторые из десмидиевых ведут аэрофитный образ жизни, поселяясь на влажных скалах, на почве среди мхов и нитчаток, в подушках сфагновых мхов на болотах. Имеются сведения о нахождении десмидиевых в почвах.

Большинство десмидиевых — бентосные организмы, однако некоторые виды родов стаураструм, ксантидиум и микрастериас хорошо приспособлены к планктонному существованию благодаря хорошей плавучести за счет развития радиальных полых отростков и шипов и слизистых покровов. Десмидиевые встречаются на всех глубинах, где есть подходящий химический состав воды и достаточное освещение.

Распространены десмидиевые не только на равнинах, но и в горах. Их можно встретить на высоте до 3100 *м* над уровнем моря. В северных районах СССР десмидиевые распространены на равнинных местах, богатых торфяными болотами и озерами. В степной полосе количество десмидиевых сильно уменьшается, а в пустынях их очень мало.

Десмидиевые весьма чувствительны к окружающим условиям. Главным фактором, определяющим их распространение и количество, является геологическая природа местности. Области распространения гранитов, как правило, отличаются большим разнообразием форм этих водорослей; области распространения известняков, напротив, очень бедны ими, хотя отдельные виды десмидиевых селятся в водоемах с большим количеством извести (например, некоторые виды рода оокардиум). Особенно богаты десмидиевыми те области, где подпочва образована палеозойскими и докембрийскими отложениями. Состав почвы отражается на значении pH среды; наибольшее количество видов встречается при pH ниже 7.

Осадки также играют немаловажную роль в распространении этих водорослей. Обильная флора десмидиевых развивается там, где выпадает большое количество дождей или грунтовые воды подходят близко к поверхности почвы.

Десмидиевые встречаются по всему миру. Существует мнение, что примерно две трети видов этих водорослей являются космополитами или широко распространенными видами. И все же многие виды десмидиевых населяют лишь определенные географические районы и могут быть оценены как эндемики. В тропиках встречаются ряд видов и даже родов, которые до сих пор не обнаружены в других частях земного шара.

Собирать десмидиевые лучше всего в ясную солнечную погоду. В небольших неглубоких водоемах их собирают с поверхности воды при помощи небольшого сачка из плотной шелковой ткани (лучше всего густое мельничное сито, употребляемое для планктонных сеток). Слизь, которая остается на сите, затем осторожно смывают в склянку. Можно просто зачерпывать склянкой или баночкой воду в понижениях между кочками или подушками сфагнума. Иногда десмидиевые развиваются на погруженных в воду растениях в таком количестве, что буроватую слизь, в которую они внедрены, можно собрать просто руками. Если слизь очень нежная, то ее можно извлечь из воды, осторожно опустив в нее руку ладонью кверху так, чтобы листья или стебли растения могли проходить между пальцами и как можно ближе к ладони. Сомкнув пальцы и держа ладонь согнутой, поднимают осторожно руку к поверхности, тогда слизь со стеблей скапливается на ладони, откуда ее нужно немедленно перелить в склянку. Можно также выжимать эти растения над широким горлышком склянки или соскабливать с них слизь с помощью ложки или перочинного ножа. Для сбора планктонного материала из больших озер нужны конусообразные планктонные сетки из мельничного газа, через которые любым способом фильтруют большое количество воды. Со дна водоемов десмидиевых лучше всего собирать специальным стаканчиком или склянкой. Такой материал обычно загрязнен песком и илом, поэтому его полезно помещать в плоскую посуду и оставлять при хорошем освещении. Через некоторое время десмидиевые появятся на поверхности в виде слизистой массы, которую легко удалить с помощью небольшой пипетки.

Систематическое положение десмидиевых среди других водорослей сейчас прочно установлено, хотя по этому поводу существовали различные, иногда противоречивые мнения. Сначала десмидиевых относили к простейшим животным. Позднее, когда они были причислены к растениям, возникли разные мнения по поводу их места в общей системе водорослей. Некоторые исследователи объединяли десмидиевых вместе с диатомовыми, основываясь на сходстве их полового процесса и строения оболочки. Однако это объединение было построено на очень поверхностном суждении, так как структура оболочек и их скульптура, поровый аппарат, хлоропласты и пигменты совершенно различны в обеих группах. Иногда десмидиевых вместе с зигнемовыми считали изолированной группой среди зеленых водорослей и отделяли от них совершенно. Сейчас большинство альгологов относят десмидиевых к конъюгатам, которые являются признанной составной частью зеленых водорослей, так как пигменты

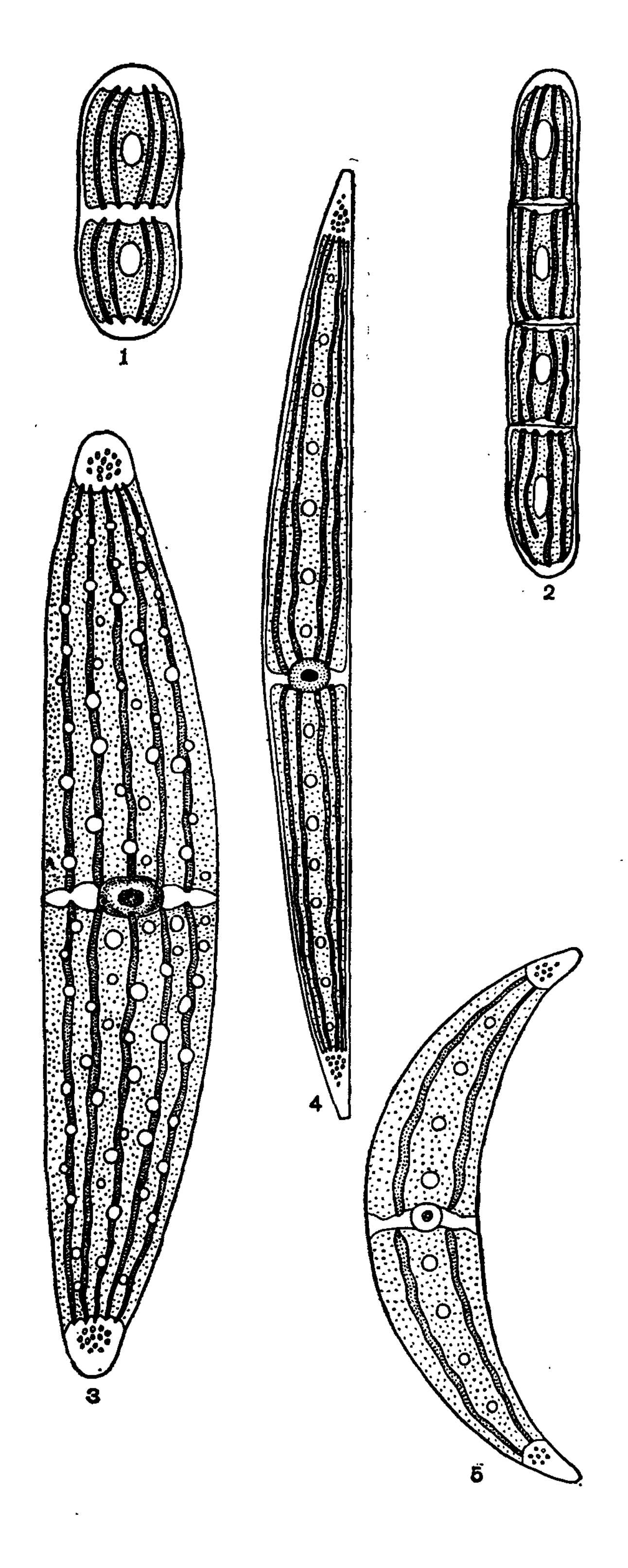


Рис. 257. Виды пениума и клостериума:

1 — Penium polymorphum; *2* — P. spirostriolatum; *3* — Closterium lunula; *4* — C. acerosum; *5* — C. leibleinii.

и продукты метаболизма у них в основном те же самые.

Десмидиевые входят в состав класса конъюгат как один из порядков. Положение их внутри класса определяется родственными связями с другими его порядками.

Существуют две точки зрения на происхождение десмидиевых. Согласно одной из них, одноклеточные формы произошли от нитчатых предков в результате их распада на отдельные клетки. Если принять это предположение, то, во-первых, следует признать близкие родственные связи десмидиевых с зигнемовыми, а во-вторых, в этом случае приходится считать их более примитивной и вырождающейся группой среди конъюгат, имеющей первоначальную ретрогрессию от нитчатых форм. Однако против сближения десмидиевых с зигнемовыми говорят существенные различия в организации их клеток. Нельзя признать и примитивность десмидиевых, так как структура их клеточной оболочки и строение порового аппарата свидетельствуют об их сложности и высокой специализации.

Другая точка зрения заключается в том, что нитчатые формы произошли от одноклеточных форм, имеющих простую организацию клетки. Это мнение разделяют большинство альгологов. Согласно такому взгляду, наиболее примитивными среди конъюгат являются мезотениевые водоросли. От них берут начало две линии развития. Одна линия привела к гонатозиговым и далее к зигнемовым; другая — к высокоразвитым десмидиевым. Самыми примитивными среди десмидиевых являются те представители, которые характеризуются цилиндрическими, радиально-симметричными клетками с усеченными или округленными верхушками и отсутствием срединной перетяжки. Такие клетки встречаются у представителей рода пениум, отчасти клостериум и плеуротениум. Некоторые виды рода пениум очень близки по своему строению к представителям мезотениевых. Дальнейшая эволюция десмидиевых шла в направлении усложнения формы клеток и структуры их оболочки, а также усложнения и увеличения разнообразия их хлоропластов.

До настоящего времени систематика десмидиевых основывается главным образом на морфологических и в некоторой мере на цитологических признаках. Для разграничения родов десмидиевых широко используют форму клетки, ее симметрию и орнаментацию. Отдельные роды десмидиевых легко отличаются один от другого, но все же границы многих родов очень неопределенны и расплывчаты. Ни в одной другой группе водорослей нет такого большого количества переходных форм, как у десмидиевых. В связи с этим систематика десмидиевых

очень запутана и несовершенна. До сих пор в пределах этого класса существуют искусственные полиморфные роды, как, например, космариум (около 2000 видов) и стаураструм (около 1500 видов).

Основываясь на форме и структуре клеток, структуре клеточной оболочки и строении порового аппарата с учетом данных электронно-микроскопического изучения, мы разделяем порядок десмидиевых на три семейства: *пениевых* (Peniaceae), *клостериевых* (Closteriaceae) и *космариевых* (Cosmariaceae).

Семейство пениевые (Peniaceae)

Семейство пениевых содержит только один род *пениум* (Penium). Клетки у этих водорослей одиночные, прямые, цилиндрические или эллипсоидные, с округленной или срезанной верхушкой, слабо перетянутые или без перетяжки, сверху круглые. Оболочка бывает гладкая, пунктированная, продольно или спирально поштрихованная, иногда гранулированная, бесцветная или окрашенная, без пор. Хлоропласты осевые, с радиальными пластинками, по одному-два в каждой полуклетке. Пиреноиды одиночные, иногда по два в клетке. У некоторых видов имеются терминальные вакуоли с движущимися кристаллами гипса. Зиготы шаровидные, эллипсоидные, четырехугольные или неправильных очертаний, образуются между двумя копулирующими клетками. Для СССР известно 10 видов. Наиболее широко распространены, например, Penium polymorphum, P. spirostriolatum (рис. 257, *1*, *2*).

Семейство клостериевые (Closteriaceae)

Эта группа также содержит только один род *клостериум* (Closterium). Клетки у его представителей одиночные, редко склеивающиеся в пучки, обычно серповидно-согнутые, реже прямые, сильно вытянутые и заметно суживающиеся на концах, без срединной перетяжки, на поперечном сечении круглые. Деление всегда происходит в средней части клетки. Ряд видов образует пояски. Оболочка гладкая или поштрихованная. Поры всегда присутствуют; они бывают разнообразной формы — круглые, овальные или продолговатые. Поровый аппарат состоит из порового канала обратноворонкообразной формы, с ситовидным основанием, расположенным в фибриллярном слое оболочки, и порового отверстия во внешнем слое оболочки. Хлоропласты осевые, с разным количеством продольных ребер, по одному, реже по два в каждой полуклетке. Пиреноиды шаровидные, эллипсоидные, по 1—2—20 в клетке; они расположены в один осевой ряд или разбросаны беспорядочно по всему хлоропласту. Терминальные вакуоли постоянно присутствуют, по одной, реже по две-три на каждом конце клетки, с одним-двумя или несколькими движущимися кристалликами гипса. Зиготы различной величины и формы — шаровидные, эллипсоидные, почти треугольные или четырехугольные, с гладкой или окрашенной оболочкой. В СССР встречается 77 видов. Среди самых распространенных могут быть названы Closterium acerosum, Cl. leibleinii, Cl. lunula (рис. 257, *3—5*).

Семейство космариевые (Cosmariaceae)

Эта группа включает много родов, имеющих клетки очень разнообразной формы и величины, глубоко или, реже, слабо перетянутые, одиночные или соединенные в колонии или нити. Сверху они также имеют очень разнообразную форму и могут быть эллиптическими, ромбовидными, круглыми, многоугольными, двух- или многорадиальными. Деление клеток происходит в районе перешейка. Оболочка всегда пронизана порами. Поровый аппарат нередко имеет сложное строение и состоит из порового канала, поровых нитей, поровой луковицы и поровых запонок.

Из рода *доцидиум* (Docidium) в СССР известно несколько видов. Клетки у представителей этого рода вытянутые, прямые, почти цилиндрические, слабо перетянутые посередине, сверху круглые, с волнистым краем. Полуклетки с ровными или волнистыми боковыми сторонами, у основания несколько вздутые и снабженные венчиком из продольных складочек оболочки, имеющих вид бугорков. Верхушки полуклеток срезанные, без скульптурных украшений. Оболочка гладкая, пунктированная или слегка поштрихованная. Хлоропласты осевые, с несколькими неправильными продольными ребрами. Пиреноиды располагаются вдоль оси; число их варьирует, иногда их бывает более 15. Терминальные вакуоли отсутствуют. Зиготы неизвестны.

Наиболее распространен Docidium baculum, обычен и D. undulatum (рис. 248, *2*).

У водорослей из рода *плеуротениум* (Pleurotaenium) клетки прямые, удлиненно-цилиндрические, слабо перетянутые посередине, в районе перетяжки, у основания полуклетки, они имеют кольцеобразный шов, сверху бывают круглые или звездчато-лопастные. Полуклетки с хорошо заметным базальным вздутием, которое, в отличие от предыдущего рода, никогда не бывает складчатым, и ровными, прямыми или волнистыми боками. Верхушки полуклеток срезанные или притупленно-округленные, гладкие или снабженные венчиком из гранул или шипов. Оболочка клеток гладкая, пунктиро-

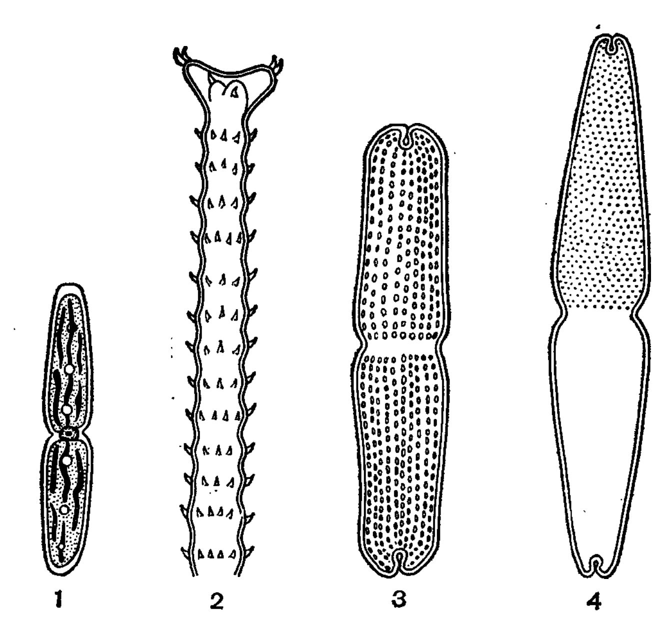


Рис. 258. Десмидиевые:

1 — Pleurotaenium minutum; *2* — Triploceras gracile, часть клетки; *3* — Tetmemorus brebissonii; *4* — T. granulatus.

ванная, ямчатая, гранулированная. В каждой полуклетке по одному хлоропласту. Они лентовидно-постенные, с разбросанными пиреноидами. Хорошо заметные терминальные вакуоли содержат кристаллики гипса. Зиготы шаровидные, широкоэллипсоидные, с гладкой или покрытой коническими шипами оболочкой.

В СССР известно около 10 видов. Одним из наиболее распространенных является Pleurotaenium minutum (рис. 258, *1*).

У представителей рода *триплоцерас* (Triploceras) клетки вытянутые, умеренно перетянутые, прямые, изредка слегка согнутые, с волнистыми или гладкими боковыми сторонами, на концах переходящие в различной длины отростки, которые заканчиваются заостренными шипиками. Оболочка гладкая или несет многочисленные кольца шипов или выростов. Хлоропласты осевые, по одному в каждой полуклетке, с несколькими продольными ребрами и пиреноидами, расположенными вдоль оси. Зиготы неизвестны.

В нашей стране известно всего два вида, из них более распространен Triploceras gracile (рис. 258, *2*).

У рода *тетмеморус* (Tetmemorus) клетки бывают прямые, удлиненные, почти цилиндрические, веретеновидные или эллипсоидные, слабо перетянутые, сверху круглые или широкоэллипсоидные. Полуклетки постепенно суживаются от основания к верхушке, которая обычно округленная и всегда с глубоким узким срединным вырезом. Оболочка пунктированная, поштрихованная или гранулированная, на верхушках утолщенная. Хлоропласты осевые, состоящие из узкой центральной части и боковых продольных ребер или пластинок, по одному в каждой полуклетке. Пиреноиды располагаются вдоль оси или по одному в центре хлоропласта. Зиготы шаровидные или четырехугольные, развиваются между копулирующими клетками.

В нашей стране встречаются три вида, из них обычен Tetmemorus brebissonii (рис. 258, *3*, *4*).

У водорослей из рода *актинотениум* (Actinotaenium) клетки прямые, цилиндрические, веретеновидные или гитаровидные, слабо перетянутые, сверху всегда круглые. Полуклетки с более или менее широкоокругленными, выпуклыми или срезанными верхушками. Оболочка гладкая или ямчатая, иногда утолщенная на верхушке с внутренней стороны или нежно гранулированная на верхушках полуклеток, пронизанная неправильно рассеянными или расположенными в определенном порядке крупными или мелкими порами. Хлоропласты звездообразные, пластинчато-звездообразные или ленточно-постенные, с одним-двумя центральными пиреноидами, реже со многими пиреноидами в каждой ленте постенного хлоропласта. Зиготы шаровидные, эллипсоидные, угловатые, квадратные, реже двойные, с гладкими или бородавчатыми стенками.

В СССР известно около 30 видов. Одним из наиболее распространенных является Actinotaenium cucurbitinum (рис. 248, *1*).

У рода *эуаструм* (Euastrum) клетки относительно короткие, обычно заметно сжатые, разнообразной формы и величины, глубоко перетянутые, с узколинейным закрытым синусом, слегка раскрывающимся в наружной части, эллиптические или узкоэллиптические. Полуклетки трехлопастные, имеющие одну полярную лопасть с более или менее узким срединным вырезом на верхушке и две боковые лопасти, которые бывают цельными или делятся на лопасти второго порядка. В центре каждой полуклетки, а иногда и в углах лопастей имеются симметрично расположенные вздутия различной величины, часто орнаментированные гранулами или бородавками. Сверху клетки узкоэллиптические, со вздутиями на боковых сторонах или полюсах. Оболочка гладкая, пунктированная, гранулированная или мелкобородавчатая.

Хлоропласты осевые, по одному, редко по два в каждой полуклетке, с одним или многочисленными пиреноидами. Зиготы шаровидные, редко эллипсоидные, покрыты крепкими, конусовидными, иногда изогнутыми отростками, простыми или разветвленными, тупыми или заостренными на концах.

В СССР известно 57 видов. Примерами могут служить Euastrum verrucosum (табл. 37, *5*) и E. divaricatum (рис. 249, *2*).

К роду *микрастериас* (Micrasterias) относятся наиболее высоко дифференцированные и красивые виды десмидиевых. Клетки у них часто большие, плоские, в некоторых случаях почти дисковидные, круглые или широкоэллиптические, глубоко перетянутые. Синус узколинейный по всей длине или более или менее сильно открывающийся наружу. Полуклетки разделены глубокими вырезами на три лопасти: полярную и две боковые. Полярная лопасть бывает очень разнообразной формы и величины; обычно она возвышается над боковыми, отделяясь от них широко открытыми вырезами, и имеет узко- или широковыемчатую верхушку, часто снабженную шипами. Боковые лопасти бывают цельные или разделенные глубокими вырезами на лопасти второго, третьего, четвертого, пятого и шестого порядков; конечные лопасти обычно заканчиваются шипиками. Сверху клетки вытянуто-эллиптические, узкоромбовидные, часто со слабыми вздутиями на боковых сторонах.

Оболочка пунктированная, гранулированная или шиповатая. Хлоропласты осевые, по одному в полуклетке, с изрезанными краями и многочисленными пиреноидами. Зиготы шаровидные, эллипсоидные, покрытые крепкими шипами.

В нашей стране встречается 21 вид. Хорошими примерами могут служить Micrasterias conferva (табл. 37, *4*), M. rotata (рис. 249, *1*).

У представителей рода *космариум* (Cosmarium) клетки относительно короткие, округленных очертаний или правильно угловатые, удлиненные или укороченные, более или менее глубоко перетянутые. Синус различной глубины и формы. Полуклетки не разделены на лопасти и не имеют верхушечного выреза, очень разнообразных очертаний: сверху эллиптические, ромбические или круглые, часто с одним-двумя срединными вздутиями. Оболочка гладкая или пунктированная, ямчатая, гранулированная, бородавчатая или покрытая сосочками. Хлоропласты обычно осевые, по одному, редко по два в каждой полуклетке, с одним пиреноидом; реже хлоропласты бывают постенные, состоящие из узких лентовидных полос, в каждой из которых находится по одному пиреноиду. Зиготы шаровидные, эллипсоидные, кубические, покрытые ямками, сосочками, простыми или разветвленными шипами.

В СССР встречается около 500 видов, многие из них широко распространены, например Cosmarium subtumidum, C. reniforme, C. quinarium (табл. 37, *1—3*), C. caelatum, C. protuberans (рис. 249, *3*).

У рода *ксантидиум* (Xanthidium) клетки удлиненные, всегда сжатые, глубоко перетянутые. Полуклетки разнообразных очертаний: эллиптические, эллиптически-шестиугольные, трапециевидные или многоугольные, всегда с плоской верхушкой; в центре полуклетки имеется утолщение, часто ямчатое, окрашенное в желтый или коричневый цвет, или выступающий бугор, покрытый гранулами, шипами или зубцами. Сверху клетки эллиптические, с буграми посередине каждого бока. Оболочка гладкая или пунктированная, снабженная на углах полуклеток парными или одиночными шипами, иногда шипы имеются по всей оболочке или в центре полуклеток. Хлоропласты постенные, по четыре в полуклетке, с одним или несколькими пиреноидами; иногда они бывают звездообразные, с одним пиреноидом. Зиготы шаровидные, обычно с простыми или вильчатыми шипами.

В СССР известно более 20 видов. Наиболее широко распространен Xanthidium antilopaeum (рис. 259, *1*).

У представителей рода *ставродесмус* (Staurodesmus) клетки относительно короткие, четырехугольных очертаний, большей частью глубоко перетянутые. Синус выемчатый или треугольный, с острой или тупой верхушкой, открытый. Перешеек часто удлиненный. Полуклетки широкоэллиптические, круглые, веретенообразные, эллипсоидные, но чаще всего имеют вид срезанной пирамиды; верхние или боковые углы их снабжены одиночными длинными или короткими шипами, которые могут быть параллельными, расходящимися или сходящимися, иногда шипы в виде маленьких сосочков на верхних углах. Сверху клетки эллиптические или 3—5-угольные. Оболочка у них гладкая, почти лишенная орнаментации (кроме простых радиальных шипов), пронизанная очень мелкими порами или выступающими порами-органеллами, иногда оболочка бывает ямчатая.

Хлоропласты осевые, по одному в полуклетке, каждый с одним пиреноидом. Зиготы шаровидные, гладкие или снабжены шипами.

В нашей стране известно около 50 видов. Наиболее распространенными являются Staurodesmus incus, S. convergens (рис. 259, *2*, *3*) и некоторые другие.

У водорослей из рода *ставраструм* (Staurastrum) клетки очень разнообразной формы, со сложной структурой, обычно глубоко перетянутые. Синус чаще широко открытый, с острой верхушкой. Полуклетки полукруглые, эллиптические, продолговатые, чашевидные, треугольные, углы округленные, острые или вытянутые в более или менее длинные отростки или шипы. Сверху клетки трех-, многоугольные, ред-

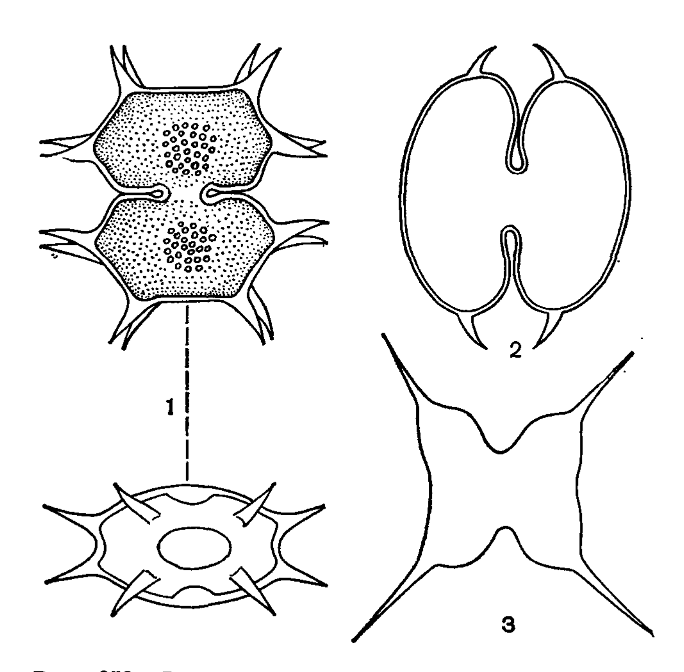


Рис. 259. Десмидиевые:

1 — Xanthidium antilopaeum; *2* — Staurodesmus incus; *3* — S. convergens.

ко веретенообразные. Оболочка гладкая или шиповатая. Хлоропласты осевые, по одному в каждой полуклетке, с одним центральным пиреноидом, иногда постенные. Зиготы шаровидные или угловатые, снабженные простыми или вильчатыми шипами.

В СССР известно более 200 видов. Многие широко распространены, например: Staurastrum pelagicum, S. cyclacanthum (рис. 250, *1*, *2*).

У представителей рода *космокладиум* (Cosmocladium) клетки соединены в колонии посредством простых или двойных слизистых неправильно ветвящихся нитей. Обычно они свободно плавают, но иногда прикрепляются к другим водорослям. Клетки космариевидные, мелкие, обычно сжатые, симметричные в трех направлениях, глубоко перетянутые. Полуклетки почти пирамидальные, эллиптические или почти почковидные, с широким перешейком и узким синусом, сверху эллиптические. Оболочка у них гладкая. Хлоропласты осевые, обычно содержатся по одному в полуклетке. Зиготы более или менее шарообразные, но иногда угловатые, снабженные короткими толстыми и тупыми шипами.

У нас известно 5 видов. Наиболее часто встречаются Cosmocladium saxonicum и C. pusillum (рис. 260, *1*, *2*).

У рода *оокардиум* (Oocardium) клетки собраны в шарообразные колонии диаметром 1—2 *мм*. Колонии состоят из радиальных слизистых тяжей, инкрустированных известью. Каждая нить расширяется к поверхности колонии и иногда разветвляется. На свободном конце каждой нити расположена одна клетка перпендикулярно к оси нити. Клетки космариевидные, мелкие, сжатые, значительно укороченные, слабо перетянутые. Оболочка гладкая. Хлоропласты осевые, по одному в полуклетке, каждый хлоропласт содержит один пиреноид. Зиготы угловатые, с несколькими сосочковидными горбиками.

Известен всего один вид — Oocardium stratum (рис. 260, *3*).

У водорослей из рода *сферозосма* (Sphaerozosma) клетки собраны в однорядные, иногда скрученные слизистые нити. Обычно они очень мелкие, эллиптические или четырехугольные, часто укороченные, более или менее сжатые, всегда перетянутые посередине, с хорошо обозначенным перешейком, с боковыми шипами или без них. Синус различной глубины, закрытый или открытый. На верхушках полуклеток имеется по два небольших, веретенообразных, головчатых отростка, расположенных диагонально и плотно крестообразно прилегающих к соответствующим отросткам соседней клетки. Сверху клетки эллиптические. Оболочка у них гладкая, иногда крупнопористая. Хлоропласты осевые, по одному в полуклетке, с одним центральным пиреноидом.

Зиготы круглые, четырехугольные или продолговатые, гладкие или украшенные простыми шипами.

В СССР известно 5 видов, например Sphaerozosma filiformis (рис. 248, *4*).

Род *тейлингия* (Teilingia) имеет клетки, собранные в однорядные, ровные или слегка скрученные слизистые нити. Часто клетки удлиненные или одинаковые в длину и ширину, более или менее сжатые, эллиптические или четырехугольные. Синус довольно глубокий, выемчатый, открытый, с округленной верхушкой. Верхушка каждой полуклетки снабжена четырьмя гранулами. Сверху клетки эллиптические. Оболочка гладкая или покрыта немногочисленными гранулами. Хлоропласты осевые, с одним центральным пиреноидом. Зиготы шаровидные, эллиптические, кубические, гладкие или шиповатые.

У нас известно 4 вида, в том числе Teilingia granulata (рис. 248, *5*).

У водорослей из рода *спондилозиум* (Spondilosium) клетки соединены верхушками в длинные нити посредством слизистых подушечек. Обычно они небольших размеров, сжатые, всегда более или менее глубоко перетянутые, с узким, закрытым или открытым синусом разнообразной формы. Полуклетки эллиптические, пирамидальные или четырехугольные, часто

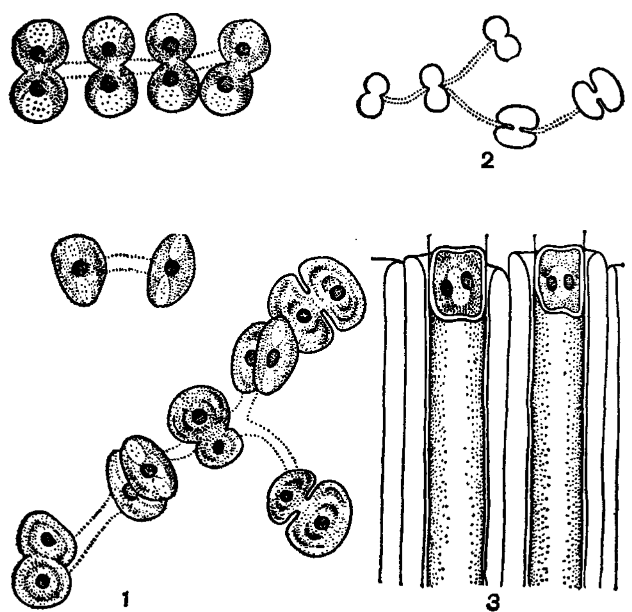


Рис. 260. Десмидиевые:

1 — Cosmocladium saxonicum; *2* — C. pusillum; *3* — Oocardium stratum.



Рис. 261. Десмидиевые:

1 — Spondilosium pulchellum; *2* — Hyalotheca dissiliens; *3* — Desmidium swartzii; *4* — Bambuzina brebissonii.

с широко срезанной или вогнутой верхушкой, сверху эллиптические, треугольные или трехлопастные. Оболочка гладкая или гранулированная. Хлоропласты осевые, по одному в полуклетке, с одним центральным пиреноидом или несколькими пиреноидами, расположенными в один ряд. Зиготы обычно шаровидные, гладкие или шиповатые.

В СССР известно более 10 видов, чаще других встречается Spondilosium pulchellum (рис. 261, *1*).

У рода *гиалотека* (Hyalotheca) клетки соединены в однорядные, иногда скрученные нити, заключенные в толстую слизистую обвертку, исчерченную короткими поперечными бороздками. Клетки цилиндрические, очень слабо перетянутые или без перетяжки. Полуклетки трапециевидные, почти квадратные или продолговатые, с прямыми или слабовыпуклыми боками. Сверху клетки круглые или почти круглые. Оболочка гладкая или гранулированная. Хлоропласты осевые, звездообразные, с одним центральным пиреноидом. Зиготы шаровидные, гладкие, иногда заключенные в особые образования неправильных очертаний, состоящие из гаметангия, соединенного с широкой конъюгационной трубкой.

В СССР известно более 6 видов. Наиболее широко распространена Hyalotheca dissiliens (рис. 261, *2*).

У видов рода *десмидиум* (Desmidium) клетки соединены в удлиненно-скрученные нити посредством гребневидных утолщений или усеченных отростков, иногда они бывают заключены в толстую слизистую обвертку. Клетки четырехугольные в очертаниях, обычно укороченные, часто сильно сжатые, умеренно перетянутые, с более или менее хорошо заметным синусом. Сверху клетки эллиптические, треугольные или четырехугольные. Оболочка гладкая; в каждой полуклетке под перешейком имеется один поперечный ряд ямок. Хлоропласты осевые, звездообразные, по одному в полуклетке, с массивными, радиально отходящими от центра лопастями и с одним пиреноидом в центре или в каждой лопасти.

Зиготы шаровидные или эллипсоидные, гладкие или с короткими плоскими коническими сосочками.

В нашей стране известно около 10 видов. Наиболее широко распространен Desmidium swartzii (рис. 261, *3*).

У водорослей из рода *бамбузина* (Bambuzina) клетки, соединенные в слабо скрученные нити, имеют цилиндрическую или бочонкообразную форму, они очень слабо перетянутые, часто вздутые и волнистые в основании каждой полуклетки над синусом, сверху круглые, часто с двумя противоположными сосочками. Хлоропласты осевые, с шестью радиальными пластинками, по одному в каждой полуклетке. Зиготы почти шаровидные, овальные, гладкие.

В СССР известно 3 вида. Широко распространена Bambuzina brebissonii (рис. 261, *4*).

ОТДЕЛ ХАРОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHAROPHYTA)

Харовые водоросли, или, как их еще называют, харофиты, или лучицы, представляют собой совершенно своеобразные крупные растения, резко отличающиеся от всех остальных водорослей. При беглом взгляде они скорее похожи на некоторые высшие растения: одни из них — более всего на хвощ, растущий в лесах по тенистым и сырым местам; другие — на водяное растение роголистник. Но это сходство, конечно, чисто внешнее, так как тело харовых водорослей состоит не из стеблей, листьев и корней, а представляет собой настоящее многоклеточное слоевище (таллом), характерное для низших растений, хотя и очень сложно и своеобразно устроенное. Они широко распространены в пресноводных прудах и озерах, особенно с жесткой известковой водой, а некоторые из них встречаются и в морских заливах, и в солоноватых континентальных водоемах. Как правило, харовые растут не поодиночке, а образуют заросли, нередко очень обширные, покрывающие сплошным ковром дно водоемов. И в этих местообитаниях харовые являются наиболее крупными представителями мира водорослей — высота их слоевищ обычно составляет 20—30 *см*, но может достигать 1 и даже 2 *м*. Все части их тела, включая органы размножения, хорошо различимы невооруженным глазом.

Самый характерный и легко бросающийся в глаза отличительный признак всех харофитов — это внешний облик их слоевищ. Они имеют вид кустистоветвящихся нитевидных или стеблевидных зеленых побегов членисто-мутовчатого строения, укореняющихся на дне водоемов с помощью многочисленных тонких бесцветных ризоидов (рис. 23; табл. 38). Членисто-мутовчатое строение выражается в том, что на основных побегах, на некотором расстоянии друг от друга, располагаются мутовки коротких равновеликих боковых побегов, также членистого строения. Обе эти вегетативные части харофитов внешне настолько похожи на органы высших растений, что и в научной литературе их условно называют «стеблями» (основные ветвящиеся побеги) и «листьями» (расположенные мутовками боковые побеги). Рост стеблей верхушечный, неограниченный; листья обладают предельным ростом. Места расположения мутовок называют узлами, а участки стебля между ними — междоузлиями. Листья могут быть осевыми, с члениками, расположенными в одну линию, и с «листочками» в узлах, и вильчато-разделенными, когда на вершине первого членика образуются 2—4 членика второго порядка, и так до трех раз.

Своеобразие харофитов заключается также в существенном различии между клетками узлов и междоузлий. Каждое междоузлие — это одна многоядерная гигантская, длиной до нескольких сантиметров, вытянутая клетка, неспособная к делению (у некоторых харофитов она покрыта еще корой), тогда как каждый узел состоит из собранных в диск нескольких мелких одноядерных клеток, дифференцирующихся в процессе деления и образующих как боковые ветви стебля, так и мутовку листьев.

Наконец, наибольшего своеобразия достигает у харофитов строение органов полового размножения, образующихся на листьях на вершине большинства члеников, т. е. в их узлах. Женский орган — оогоний и мужской орган — антеридий многоклеточны и развиваются у большинства видов на одном растении, но известны и двудомные виды. Оогонии овальные, длиной до 1 *мм*, состоят из яйцеклетки и наружного ее покрова, стенки которого образованы пятью узкими клетками. Снизу оогоний снабжен одноклеточной ножкой, а сверху коронкой из пяти или десяти коротких клеточек. Антеридии шаровидные, диаметром до 0,5 *мм*, образованные восемью плоскими, скрепленными краями клетками с отходящими внутрь отростками, на которых сложным путем возникает множество мужских половых клеток.

Подобное строение в других группах растений не встречается.

В настоящее время во всем мире описано около 300 видов харовых водорослей, распределяющихся очень неравномерно на шесть родов: *нителла* (Nitella), *толипелла* (Tolypella), *нителлопсис* (Nitellopsis), *лампротамниум* (Lamprothamnium), *лихнотамнус* (Lychnothamnus) и *хара* (Chara). По некоторым особенностям строения вегетативных органов и оогониев они отчетливо распадаются на две группы, которые принято называть нителловыми (первые два рода) и собственно харовыми (остальные роды). Самый большой по количеству видов, объединяющий наиболее сложно устроенных представителей — род хара.

Рассмотрим более детально основные особенности этой своеобразной группы.

СТРОЕНИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ ХАРОФИТОВ

Строение клеток. Все клетки харовых водорослей в начальных стадиях дифференцировки отдельных частей таллома одноядерны (рис. 262, *1*). При размножении этих клеток их ядро делится митотически (рис. 262, *2*). Количество выявляющихся при этом хромосом у разных

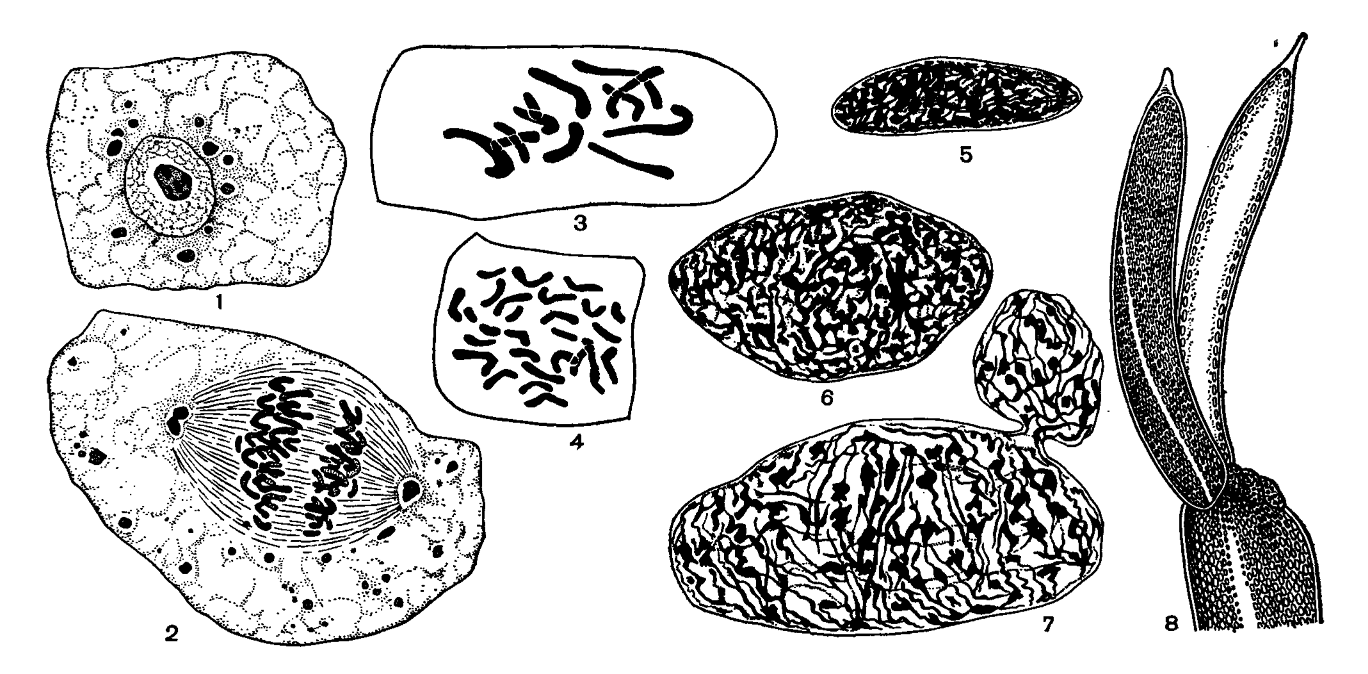


Рис. 262. Строение клеток харофитов:

1 — одна из клеток талломного узла с ядром в покоящемся состоянии (после специальной окраски, выявляющей его строение) (×1800); *2* — молодая клетка из растущей части таллома в стадии митотического деления ядра (после такой же окраски) (×2400); *3,4* — число (*n*), размеры и форма хромосом у разных представителей харофитов: *3* — $n=12$, *4* — $n=28$ (×1900); *5—7* — стадии формирования и последующего амитотического деления ядра из клетки, образующей талломное междоузлие (×1800); *8* — концевая часть листа нителлы: левый членик — вид с поверхности, правый членик — вид в продольном разрезе.

видов различное, от 6 до 70, так же как различны их размеры и форма (рис. 262, *3*, *4*). Только при последующей дифференцировке, когда определенные клетки вытягиваются и становятся междоузлиями или другими удлиненными частями таллома, в них происходят многократные амитотические деления ядра без образования клеточных перегородок, в результате клетки становятся многоядерными, а ядра — вытянутыми, неправильной формы (рис. 262, *5—7*).

Хлоропласты в клетках многочисленны и имеют форму мелких дисковидных телец, подобных хлорофилльным зернам высших растений. Набор ассимиляционных пигментов сходен с таковым у зеленых водорослей (хлорофиллы *a* и *b* и почти полностью те же каротиноиды), а в качестве запасного питательного вещества также вырабатывается крахмал.

Вытянутые сформировавшиеся клетки харофитов имеют очень характерное строение (рис. 262, *8*). Их оболочка плотная, довольно толстая. Внутренний ее слой образован целлюлозой; наружный слой состоит из каллозы, в которой может отлагаться углекислая известь. Всю центральную часть клетки занимает вакуоля клеточного сока, а протоплазма распределена по периферии у внутренней поверхности оболочки. В тонком, непосредственно примыкающем к оболочке слое протоплазмы сосредоточены хлоропласты; в более толстом внутреннем слое, граничащем с вакуолью, расположены многочисленные ядра (рис. 262, *8*, справа). Оба слоя протоплазмы, если рассматривать клетку под микроскопом, показывают ряд интересных особенностей. При установке фокуса микроскопа на поверхность клетки (рис. 262, *8*, слева) прежде всего бросается в глаза, что хлоропласты распределяются равномерно, окрашивая всю клетку в сплошной ярко-зеленый цвет. Исключение составляет только узкая бесцветная полоса, идущая вдоль всей клетки чуть наискось — она лишена хлоропластов, но определяет их положение в остальных частях клетки: хлоропласты расположены ровными рядами параллельно этой бесцветной полосе. Если сфокусировать микроскоп на внутренний слой протоплазматического мешка, то при достаточно большом увеличении в живых клетках открывается удивительная картина стремительного движения протоплазмы по всей клетке, параллельно той же продольной бесцветной линии: по одну ее сторону в одном направлении, по другую сторону в прямо противоположном направлении. Движение протоплазмы в клетках, как известно, свойственно всем растениям, но у харовых водорослей оно отличается наибольшей скоростью, равной 1,5—2 *мм* в минуту, что при сильных увеличениях

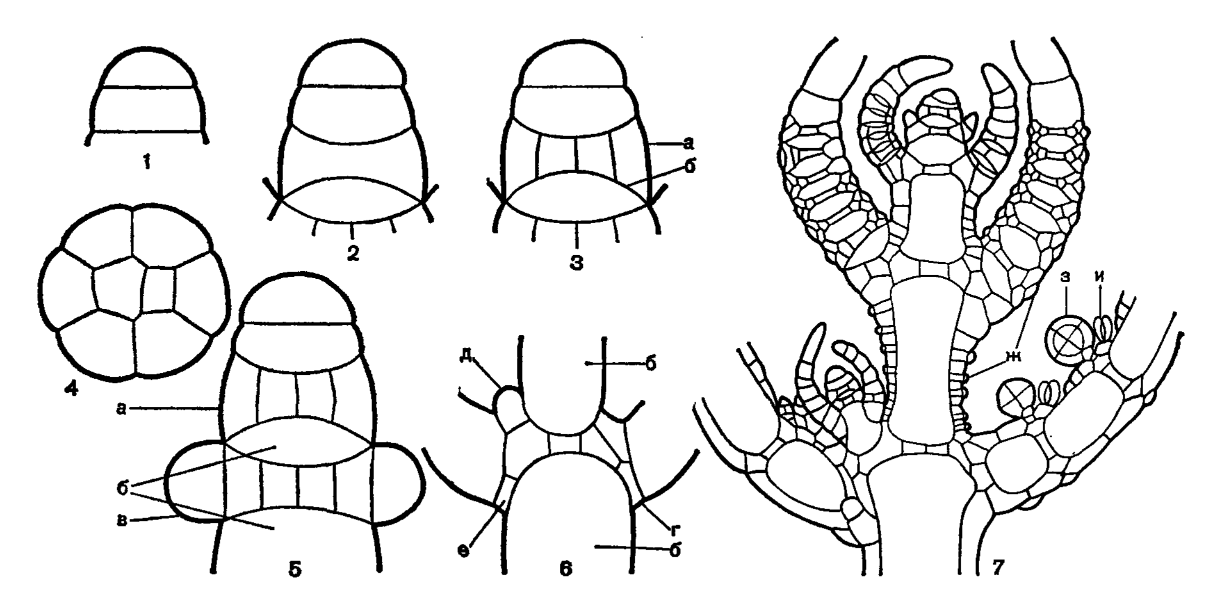


Рис. 263. Строение верхушки стебля харофитов в продольном сечении (схематизировано):

1—6 — схема начальных стадий верхушечного роста (*1* — двухклеточная стадия, *2* — четырехклеточная стадия, *3* — начало формирования стеблевого узла и междоузлия, *4* — поперечный разрез сформированного стеблевого узла, *5* — начальная стадия образования листьев из периферических клеток стеблевого узла, *6* — стеблевой узел с развитыми листьями и образующейся ветвью); *7* — часть стебля хары на протяжении верхних четырех мутовок. *а* — стеблевой узел, *б* — междоузлие, *в* — начальные листовые бугорки, *г* — базальный листовой узел, *д* — начальный бугорок боковой ветви стебля, *е* — клетки, образующие прилистники, *ж* — клетки стеблевой и листовой коры, *з* — антеридии, *и* — оогонии.

микроскопа производит впечатление значительной быстроты.

Строение верхушки основных побегов. Сложность строения таллома харовых водорослей легче всего понять, если проследить дифференциацию клеток в процессе верхушечного роста основного побега (стебля). В простейшей форме это выражено у тех харофитов, талломы которых не покрыты особым слоем клеток, именуемым корой, например у видов нителлы.

Верхушечная клетка стебля имеет характерную плоско-выпуклую форму, т. е. нижняя перегородка, отделяющая ее от нижележащей клетки, плоская, а верхняя свободная стенка полусферическая (рис. 263, *1*). В течение вегетационного периода верхушечная клетка непрерывно делится горизонтальной (перпендикулярной к длинной оси стебля) перегородкой на две клетки, из которых верхняя остается верхушечной полусферической, нижняя становится цилиндрической. При следующем делении этих двух клеток такими же горизонтальными перегородками получается комплекс из четырех клеток, расположенных друг за другом, который является исходным для всего последующего процесса дифференциации и роста таллома. Новое деление верхушечной клетки повторяет описанный процесс возникновения цилиндрической клетки, а прежняя цилиндрическая клетка делится на верхнюю двояковогнутую клетку и нижнюю двояковыпуклую клетку (рис. 263, *2*). Дальнейшая судьба этих последних двух клеток резко различна: верхняя клетка делится и становится исходной для формирования многоклеточного узла (рис. 263, *3а*), тогда как нижняя оказывается лишенной способности делиться и дальше только растет в длину, образуя междоузлие (рис. 263, *3 б*).

Деление исходной узловой клетки происходит уже не горизонтальными, а вертикальными (параллельными оси стебля) перегородками, которые располагаются таким образом, что после ряда делений образуются две клетки в центре узла и несколько клеток по его периферии, что хорошо видно на поперечном срезе через узел (рис. 263, *4*). В дальнейшем центральные клетки более уже не делятся, а периферические продолжают делиться и дают начало листьям и боковым ветвям стебля (а у некоторых представителей еще так называемым прилистникам и коре).

Из каждой периферической клетки стеблевого узла возникает по одному листу. Листья закладываются первопачально как бугорки (рис. 263, *5 в*), которые лишь постепенно вытягиваются и развиваются в листья. При этом периферические узловые клетки стебля выполняют роль верхушечных ростовых клеток, подобных верхушечным клеткам стебля. Однако, в отличие от последних, они делятся не беспредельно, а отчленяют от себя только определенное количество сегментов. Эти сегменты, раз-

растаясь и дифференцируясь, образуют членистые листья, состоящие из длинных неделящихся клеток и чередующихся с ними узлов, сложенных несколькими мелкими клетками, способными к дальнейшим делениям. Один или несколько конечных члеников листа лишены узлов. Подобное строение делает листья принципиально сходными со стеблем, но функция узлов у них уже совершенно другая. Из периферических клеток большинства листовых узлов образуются органы полового размножения и окружающие их придаточные клетки. Только самый нижний, так называемый базальный узел, находящийся в основании каждого листа (рис. 263, *6 г*), имеет другую функцию. Отдельные его клетки, расположенные в пазухе листьев, дают начало боковым ветвям стебля (рис. 263, *6д*), другие служат в некоторых родах харофитов для образования так называемых прилистников и коры (рис. 263, *6е*).

Прилистники. У всех видов хары и у представителей некоторых других родов харофитов на стеблях при основании листовых мутовок имеется венчик более или менее вытянутых и заостренных, а иногда и очень длинных или, наоборот, почти шаровидных клеток, получивших условное название прилистников. Они образуются из двух боковых клеток базального узла каждого листа независимо от того, имеется ли у данного вида стеблевая кора или нет. В зависимости от количества делений каждой такой начальной клетки и степени разрастания получающихся от этого клеток может возникнуть несколько вариантов строения прилистников, характерных для разных видов. Если делению подвергается только одна из этих двух клеток, и это деление однократно, а деление второй клетки подавлено, то на каждый лист возникает по одному прилистнику, располагающемуся между листьями (иногда они сдвигаются под лист). Такой венчик можно назвать однократным (редкий случай). Если так развиваются обе клетки по обе стороны листа, то венчик становится двукратным (частый случай). В обоих случаях возникает лишь один ряд прилистников, т. е. венчик прилистников может быть или однократным однорядным, или двукратным однорядным. Однако чаще всего встречается третий случай, когда каждая начальная клетка делится дважды и развивается еще второй нижний ряд прилистников, т. е. венчик оказывается двукратным двухрядным (рис. 264).

Строение коры. Междоузлия на стеблях многих харофитов не остаются голыми клетками, как это характерно, например, для рода нителла, а обрастают слоем специальных клеток, получившим название коры. Стеблевая кора лучше всего выражена в роде хара, большинство видов которого снабжены ею. Стеблевая ко-

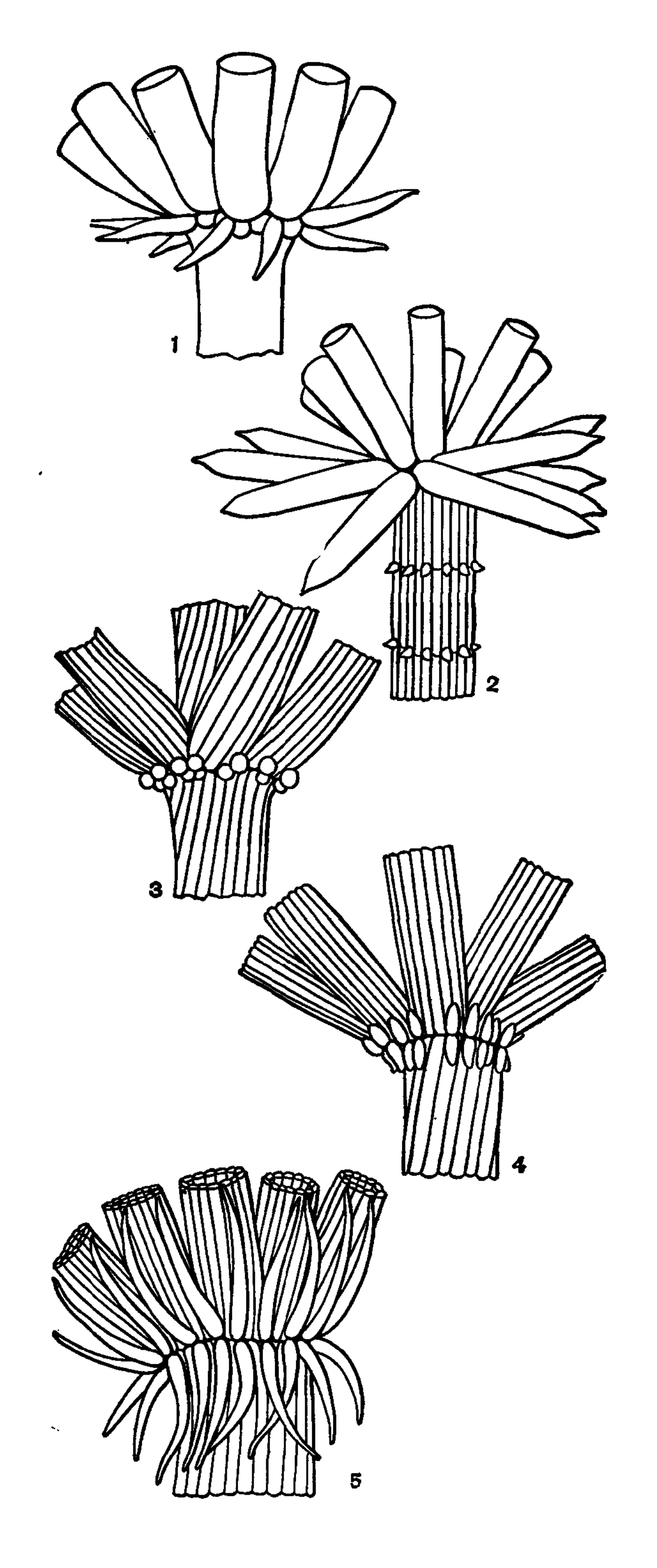


Рис. 264. Основания листовых мутовок разных видов хары с различно развитым венчиком прилистников:

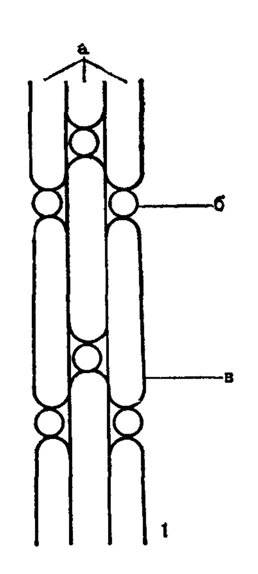
1 — однократный однорядный венчик Chara braunii; *2* — двукратный однорядный венчик Ch. gymnopitys; *3*—*5* — двукратные двухрядные венчики (*3* — Ch. fragilis, *4* — Ch. vulgaris, *5* — Ch. hispida).

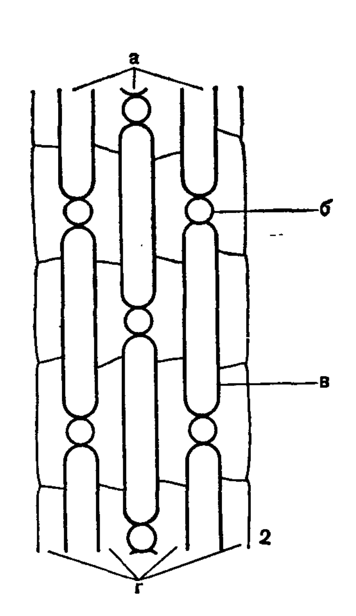
ра харофитов всегда построена из полос клеток, расположенных параллельными рядами вдоль междоузлия слегка наискосок. Эти полосы бывают двух сортов — первичные, составляющие основу коры, и вторичные, усложняющие ее структуру, но эти последние возникают не у всех видов. Количество первичных полос соответствует количеству листьев в мутовке, что позволяет понять их происхождение.

От основания каждого листа отходят две первичные коровые полосы: одна — вниз по стеблю, другая — вверх. Их образуют две периферические клетки базального листового узла, расположенные посередине: одна — под листом, другая — над ним. Каждая из этих клеток выполняет функцию верхушечной ростовой клетки, она делится и развивается так же, как это было описано для роста стебля. В итоге каждая первичная коровая полоса оказывается состоящей из верхушечной клетки и чередующихся узлов и междоузлий. Узловые клетки небольшие, округлые, а клетки междоузлий крупные, вытянутые, более или менее цилиндрические. По мере роста первичные коровые полосы, идущие вниз по стеблю от листьев одной мутовки, примерно в середине стеблевого междоузлия встречаются с другими первичными коровыми полосами, идущими вверх от нижележащей мутовки. Таким образом, количество первичных коровых полос всегда равно количеству образовавших их листьев в соответствующей мутовке. Когда встречные клетки смыкаются, рост первичных коровых полос заканчивается. Волнистая линия смыкания коровых полос бывает хорошо заметна посередине стеблевых междоузлий. Кора, составленная только из одних первичных полос, получила название однополосной (рис. 265, *1*). Она встречается у определенной, сравнительно небольшой группы видов рода хара.

Строение такой коры усложняется в силу того, что узловые клетки первичных коровых полос способны делиться в двух направлениях. Если плоскости деления располагаются фронтально (параллельно поверхности стебля), то это приводит к образованию так называемых шипов — обычно вытянутых и заостренных клеток, одиночных или по 2—5 в пучках, направленных более или менее перпендикулярно к стеблю. Такие шипы в широкой мере свойственны однополосной коре (рис. 266, *1*).

Второе, боковое направление делений узловой клетки коры имеет совершенно другие последствия — появление по обе ее стороны двух клеток, разрастающихся по стеблю в длину в промежутках между первичными коровыми полосами вверх и вниз каждая. В результате из этих двух клеток получается фигура в форме буквы Н с узловой клеткой в середине. Эти боковые клетки, образованные от всех узлов первичной коры, в процессе разрастания по стеблю смыкаются друг с другом и также слагаются в полосы, получившие название вторичных коровых полос. Однако здесь возможны два случая. У одних видов хары вторичные коровые клетки сравнительно короткие, равные примерно половине длины клеток коровых междоузлий, и тогда они могут образовать лишь одну вто-





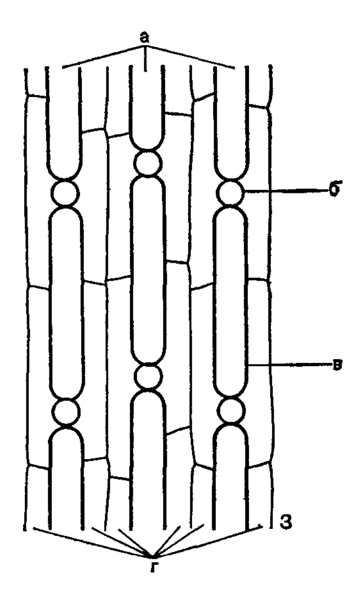


Рис. 265. Схемы строения основных типов стеблевой коры в роде хара (вид с поверхности):

1 — однополосная кора; *2* — двухполосная кора; *3* — трехполосная кора. *а* — первичные коровые полосы, *б* — их узлы, *в* — их междоузлия, *г* — вторичные коровые полосы.

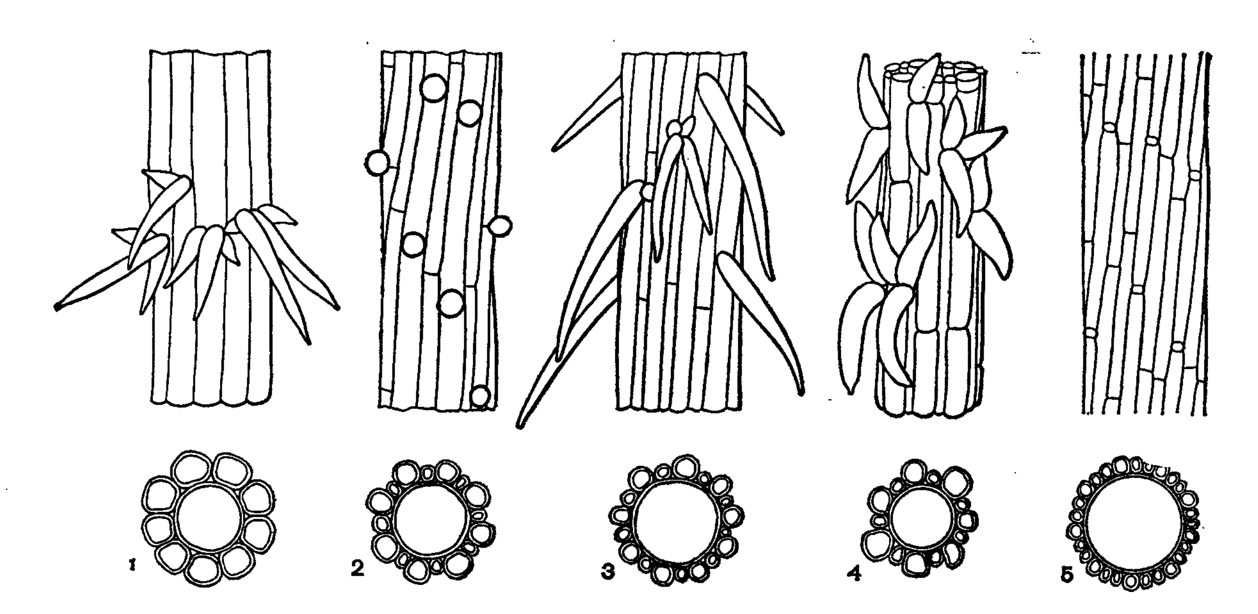


Рис. 266. Участки стебля разных видов хары с различно развитыми корой и шипами (вид с поверхности и в поперечном разрезе):

1 — вид с однополосной корой (Chara canescens); *2—4* — виды с двухполосной корой: *2* — первичные коровые полосы крупнее вторичных, шипы рудиментарные (Ch. contraria), *3* — то же, шипы длинные (Ch. aculeolata), *4* — первичные коровые полосы мельче вторичных (Ch. rudis); *5* — вид с трехполосной корой (Ch. fragilis).

ричную коровую полосу между двумя первичными путем встречи концами противоположных (правых с левыми) клеток, образованных от узлов двух соседних первичных коровых полос (рис. 265, *2*). Такую кору, когда между двумя первичными коровыми полосами располагается одна вторичная (на одну первичную приходится одна вторичная), называют двухполосной корой.

Наконец, если вторичные коровые клетки по длине равны клеткам междоузлий первичных коровых полос, то тогда происходит встреча концами однозначных клеток, образованных от узлов одной и той же первичной коровой полосы по обе ее стороны (правых с правыми, левых с левыми). В силу того что такие две вторичные полосы (правую и левую) образует каждая первичная коровая полоса, то по их боковым сторонам вдоль всего стеблевого междоузлия происходит смыкание двух параллельно идущих вторичных полос, происходящих от двух соседних первичных полос (рис. 265, *3*). Кору такого строения, когда между двумя первичными коровыми полосами находятся две вторичные (на одну первичную приходятся две вторичные), называют трехполосной. Вторичные коровые полосы отличаются от первичных отсутствием округлых узловых клеток.

На узловых клетках двух- и трехполосной коры, как и в первом случае, могут образовываться шипы (рис. 266, *2—5*). Видов хары с двух- и трехполосной стеблевой корой значительно больше, чем с однополосной. Еще малочисленнее хары, вообще лишенные коры.

На листьях хар кора образуется сходным образом — путем встречного нарастания коровых полос из листовых узлов вверх и вниз, и только самый нижний членик листа имеет одни нисходящие коровые полосы, идущие от первого листового узла вниз, так как базальный листовой узел восходящих коровых полос не образует. Однако строение коровых полос очень упрощено — каждая коровая полоса на всем протяжении листового междоузлия состоит только из двух одинаковых цилиндрических клеток, выросших из двух соседних узлов и встретившихся в середине листового междоузлия.

Листовая кора может быть только в том случае, если стебель покрыт корой. Однако у разных видов хары встречаются разные варианты развития коры. У одних при покрытом корой стебле листья могут все же оставаться голыми, без коры; у других с корой бывают или все членики листа, или только несколько первых члеников при длинных голых концах, образованных рядом простых клеток. Бывает, что без коры остается лишь первый членик листа.

Образование и строение антеридиев и оогониев. Антеридии и оогонии образуются из особых клеток, отчленяемых некоторыми периферическими клетками листовых узлов. Они могут возникать или вместе на одном талломе (однодомные виды), или раздельно на разных талломах (двудомные виды).

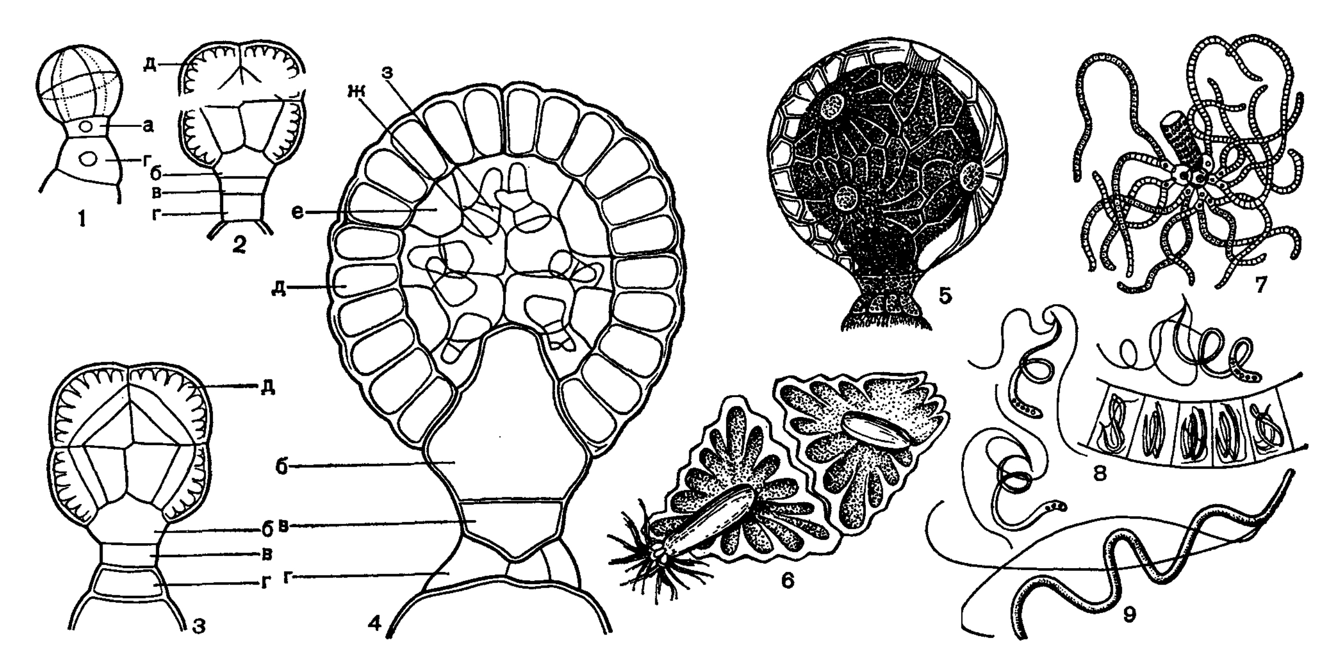


Рис. 267. Строение антеридия харофитов:

1—4 — последовательные стадии образования антеридия, вид с поверхности (*1*) и в продольном разрезе (*2—4*): *1* — начальная восьмиклеточная стадия, *2,3* — последующие стадии обособления наружных щитовых клеток и внутренней части, *4* — поздняя стадия с дифференцированной внутренней частью; *5* — зрелый антеридий, вид с поверхности; *6* — два щитка с рукоятками, вид изнутри; *7* — рукоятка отдельно с хорошо развитыми головками и антеридиальными нитями; *8* — участок антеридиальной нити с антерозоидами в клетках и снаружи; *9* — антерозоид при большом увеличении. *а* — исходная клетка основания, *б* — внутренняя базальная («бутылковидная») клетка, *в* — наружная базальная клетка, *г* — клетки листового узла, *д* — стенка, *е* — рукоятка, *ж* — головки, *з* — антеридиальные нити.

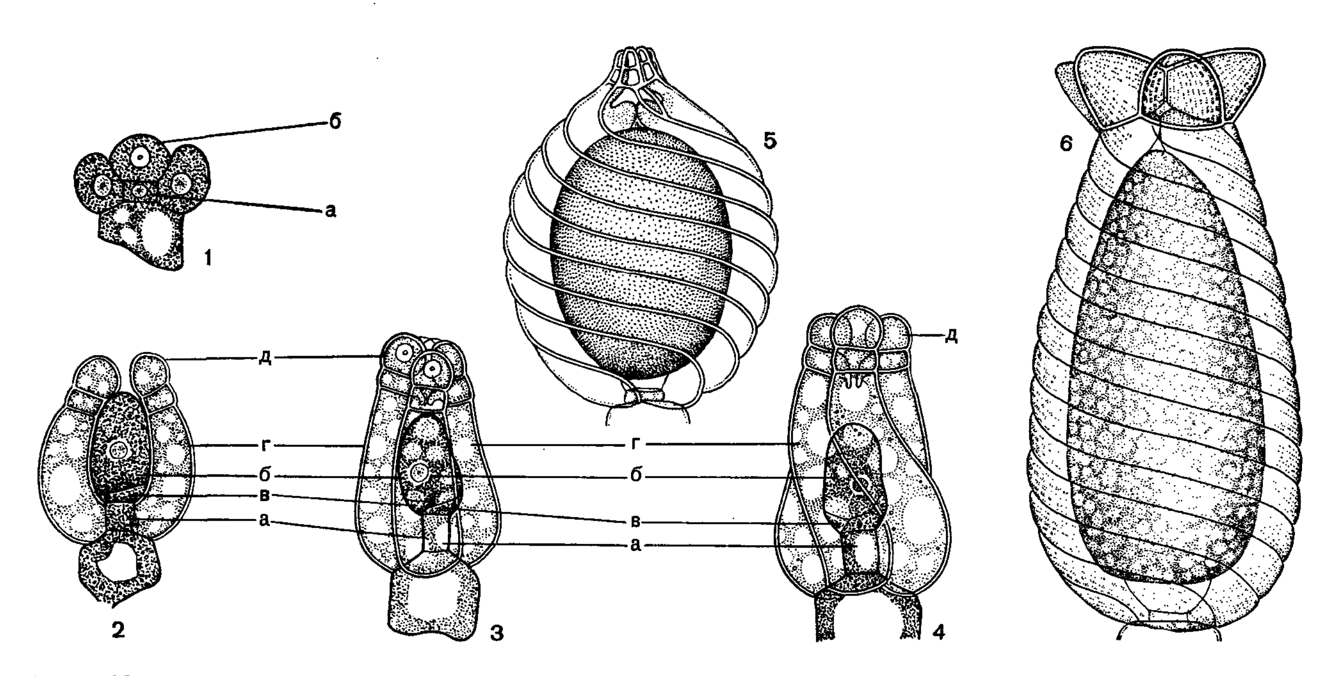


Рис. 268. Строение оогония харофитов:

1—4 — последовательные стадии образования оогония (*1*— начальная стадия, *2—4* — последующие стадии формирования яйцеклетки и обволакивающих спиральных клеток); *5* — зрелый оогоний нителлы (Nitella); *6* — зрелый оогоний хары (Chara). *а* — клетка листового узла, *б* — яйцеклетка, *в* — поворотные клетки, *г* — обволакивающие клетки, *д* — клетки коронки.

Формирование антеридия легко проследить у нителлы. Начальная клетка, отчлененная от узловой, делится на две, из которых наружная служит для образования собственно антеридия и быстро делится в трех взаимно перпендикулярных плоскостях на восемь клеток, слагающихся в шар, а прилегающая к листовому узлу является исходной клеткой, формирующей основание антеридия (рис. 267, *1*). При дальнейшем делении клеток в верхней шаровидной части происходит прежде всего обособление восьми наружных клеток, которые далее уже не делятся, и восьми внутренних (рис. 267, *2*), разделяющихся еще раз продольными перегородками, в итоге чего будущий антеридий оказывается состоящим из восьми наружных, восьми средних и восьми внутренних клеток, плотно соприкасающихся друг с другом (рис. 267, *3*). Одновременно исходная клетка основания делится горизонтальной перегородкой на наружную базальную клетку, остающуюся далее без особых изменений, и внутреннюю базальную, так называемую бутылковидную клетку, сильно разрастающуюся впоследствии и вдающуюся внутрь антеридия, образуя его ножку (рис. 267, *2*, *3*). Последующий процесс дифференциации приводит к формированию восьми плоских покровных клеток треугольной или четырехугольной формы с характерными лучистыми утолщениями оболочки, смыкающихся своими зазубренными краями. Эти клетки, называемые щитками, образуют наружную стенку антеридия. Примыкающие к ним изнутри клетки среднего ряда постепенно вытягиваются и превращаются в так называемые рукоятки, несущие на конце восемь округлых головок, образованных восемью внутренними клетками (рис. 267, *4*). При созревании антеридия эти основные головки образуют обычно по 6 вторичных головок каждая, и уже на них развиваются длинные антеридиальные нити, обычно по 4 на головке, состоящие примерно из 200 расположенных в один ряд клеток. В каждой клетке образуется по одному длинному спиралевидно изогнутому антерозоиду, с двумя жгутами на переднем конце (рис. 267, *6*—*9*). Таким образом, каждый антеридий дает до 40 000 антерозоидов.

Зрелые антеридии у всех харофитов имеют вид шарика на короткой ножке, диаметром в среднем около 0,5 *мм*, характерно пересеченного крест-накрест зигзагообразной линией смыкания щитков, в каждом из которых хорошо заметны по краям радиальные утолщения оболочки и в центре округлое основание внутренней рукоятки (рис. 267, *5*). Антеридии сначала окрашены в зеленый цвет от содержащихся в щитках хлоропластов, затем они становятся кирпично-красными.

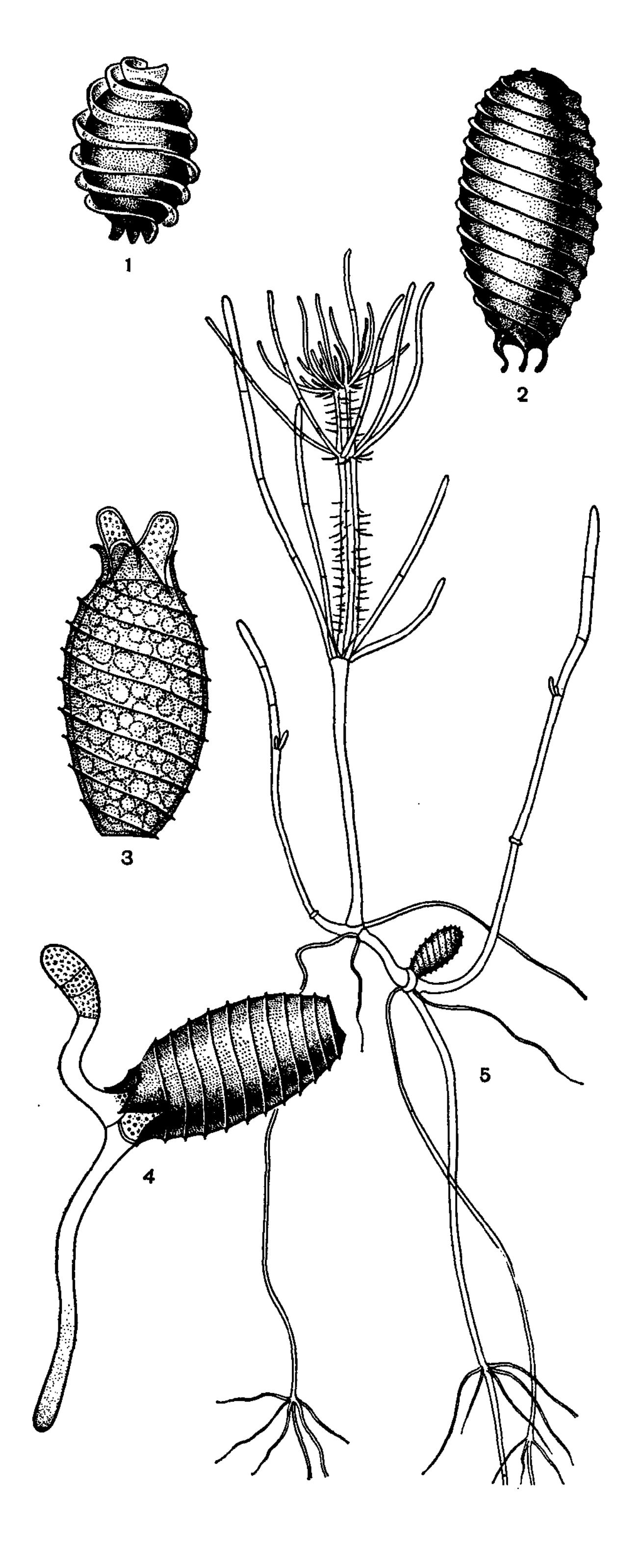


Рис. 269. Ооспоры и их прорастание:

1,*2* — внешний вид зрелых ооспор нителлы (*1*) и хары (*2*); *3*—*5* — последовательные стадии прорастания ооспор и формирования молодого растения хары (Chara canescens).

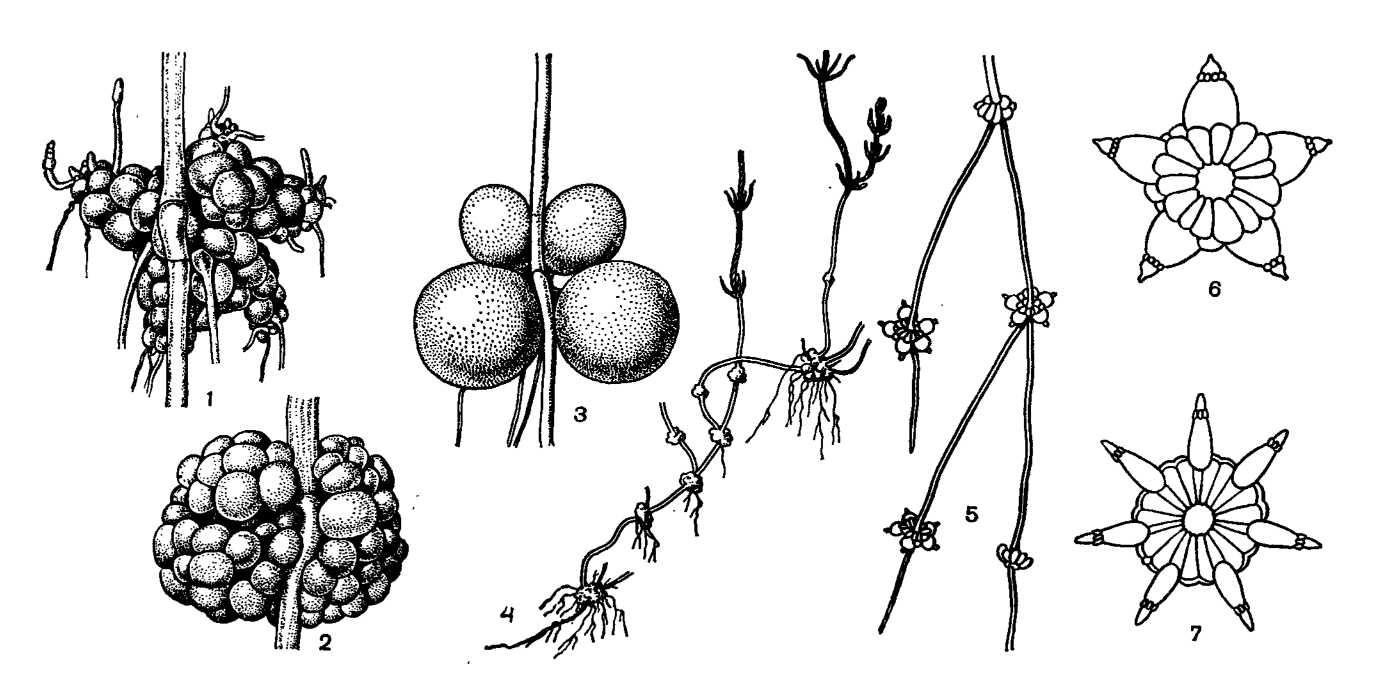


Рис. 270. Нижняя часть стебля, ризоиды и клубеньки харофитов:

1—3 — многоклеточные (*1*,*2*) и одноклеточные (*3*) корневые клубеньки хары, образовавшиеся на ризоидах (*1* — Chara baltica, *2* — Ch. fragifera, *3* — Ch. aspera); *4—7* — клубеньки, образовавшиеся из стеблевых узлов на нижних погруженных в ил побегах: *4* — у Chara baltica (при слабом увеличении), *5—7* — у Nitellopsis obtusa (при слабом и сильном увеличении).

Формирование оогониев происходит значительно проще. Начало этому процессу кладет одна из клеток листового узла, составляющая в дальнейшем ножку оогония. Вверх она отчленяет одну центральную клетку, вбок вокруг себя — пять будущих обволакивающих клеток (рис. 268, *1*). Центральная клетка делится один или два раза, в результате возникают неравновеликие клетки: крупная клетка, развивающаяся далее в яйцеклетку, и одна — три мелкие стерильные клетки, получившие название «поворотных», так как они, возникнув сбоку или сверху от яйцеклетки, постепенно перемещаются к ее основанию. Их считают сильно редуцированным остатком стенки собственно гаметангия. Одновременно с этим пять боковых клеток разрастаются вокруг яйцеклетки вверх по спирали справа налево и полностью обволакивают ее. На самой вершине каждая из них отчленяет одну или две небольшие клеточки, слагающие так называемую коронку (рис. 268, *2—4*).

Зрелые оогонии имеют вид эллипсоидных или яйцевидных образований длиной до 1 *мм*, спиралевидно-исчерченных обволакивающими клетками и увенчанных небольшой или довольно крупной коронкой. Коронка из десяти мелких клеток, расположенных в два яруса, характерна для нителловых (рис. 268, *5*); одноярусная коронка из пяти более крупных клеток — для собственно харовых (рис. 268, *6*).

Ооспоры и их прорастание. Ооспоры, развивающиеся внутри оогониев в результате оплодотворения яйцеклетки, имеют у разных видов различную форму и размеры, от почти шаровидных до узкоэллипсоидных, от очень мелких, длиной около 0,3 *мм*, до крупных, почти в 1 *мм*. По мере созревания наружная стенка ооспор затвердевает, пропитывается суберином и кремнеземом и окрашивается. Зрелые ооспоры бывают коричневато-желтыми, коричневыми или темно-коричневыми до черных, снаружи они всегда слегка блестящие. Стенки их образованы четырьмя оболочками — двумя окрашенными и двумя бесцветными. Наиболее прочной и наиболее интенсивно окрашенной является самая наружная оболочка, которая образуется из плотно прилегающих к ооспоре внутренних частей обволакивающих клеток оогония, претерпевающих соответствующие изменения. Благодаря такому происхождению этой оболочки ооспоры на поверхности несут спирально извитые ребра, представляющие собою слепки швов соприкосновения спиралевидных обволакивающих клеток оогония. Соответственно этому ребра идут от углов пятигранного основания ооспоры вверх справа налево. Особенно сильно развиты ребра на ооспорах у представителей семейства нителловых, где они имеют вид широкой бахромы, слагающей наверху ооспоры подобие высокого воротничка (рис. 269, *1*). В семействе собственно харовых ребра на ооспо-

рах обычно невысокие, часто едва выдающиеся над поверхностью; наверху ооспоры они часто собираются в небольшой хохолок, а внизу переходят от каждого угла пятигранного основания в длинные коготки (рис. 269, *2*).

Зрелые ооспоры у многих видов покрываются еще слоем извести; внутри они заполняются запасными питательными веществами, главным образом зернами крахмала и каплями жира.

После периода покоя ооспоры прорастают. Прорастание начинается с того, что в верхней части ооспоры грубые крахмальные зерна и капли жира постепенно исчезают, заменяясь зернистой протоплазмой, а находящееся здесь ядро, ставшее после оплодотворения яйцеклетки диплоидным, претерпевает сперва одно деление, сопровождаемое мейозом, затем второе, в итоге чего получаются четыре гаплоидных ядра. Далее верхний участок протоплазмы с одним из этих ядер отделяется поперечной перегородкой, образуя линзообразную центральную клетку, от которой берет начало новое растение. Остальная часть ооспоры выполняет функции склада запасного питательного материала.

Одновременно с этими внутренними изменениями наружная твердая стенка ооспоры расщепляется на ее вершине на пять зубцов, давая выход проростку, возникающему из центральной клетки (рис. 269, *3*). Первое деление центральной клетки происходит поперечной перегородкой, перпендикулярной к ее длинной оси, и приводит к образованию двух функционально различных клеток. Из одной, более крупной клетки в дальнейшем образуется стеблевой побег, который на начальной стадии развития называют предростком, из другой, меньшей клетки — первый ризоид. Оба они растут путем поперечных клеточных делений. Предросток растет вверх и довольно быстро зеленеет, заполняясь хлоропластами, первый ризоид направляется вниз и остается бесцветным (рис. 269, *4*). После ряда клеточных делений, сообщающих им строение однорядных нитей, происходит их дифференцировка на узлы и междоузлия, и дальнейший их верхушечный рост протекает уже так, как было описано выше для стебля. Из узлов предростка возникают вторичные предростки, мутовки листьев и боковые ветви стебля, из узлов первого ризоида — вторичные ризоиды и их мутовчатые волоски. Таким путем и формируется таллом, состоящий из нескольких стеблевых побегов в верхней части и нескольких сложных ризоидов в нижней части (рис. 269, *5*).

Нижняя часть стебля, ризоиды и клубеньки. Внешние различия между стеблевой и ризоидной частью таллома харофитов отчетливы только в том случае, если с самого начала стеблевая часть развивалась над грунтом, а ризоидная часть была целиком погружена в донный ил. При нарушении этого полное принципиальное сходство обеих частей становится очевидным. Так, участки стебля, погруженные в грунт, быстро укореняются, образуя из своих узлов ризоиды и проростки, а узлы на участках ризоидов, вышедших на поверхность грунта, быстро дают стеблевые побеги. Иными словами, из узловых клеток обеих частей таллома при взаимной перемене условий могут возникать вегетативным путем новые целые растения. Кроме того, у харофитов имеются специальные органы вегетативного размножения, так называемые корневые и стеблевые клубеньки.

Образование клубеньков более всего характерно для представителей рода хара. Клубеньки могут развиваться как на ризоидах, так и на нижних частях стебля, погруженных в грунт. Ризоидные клубеньки бывают многоклеточными (рис. 270, *1*, *2*) и одноклеточными (рис. 270, *3*). В обоих случаях они являются специальными образованиями, заполненными крахмальными зернами и несущими на себе узловые клетки, способные к делению и последующему формированию вегетативных органов. Стеблевые клубеньки всегда многоклеточны и представляют собой стеблевые узлы с сильно редуцированными и видоизмененными листьями. У видов хары они неправильные, разные по величине и форме (рис. 270, *4*), а у нителлопсиса отличаются исключительной правильностью и изящной формой звездочек, лучи которых соответствуют листьям мутовки (рис. 270, *5—7*). Эти клубеньки также богаты крахмалом и очень легко прорастают в новые растения.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ХАРОФИТОВ

Харовые водоросли населяют преимущественно пресные водоемы разного типа, особенно часто пруды и озера, но они встречаются и во временных небольших водоемах — ямах и канавах, а также, хотя и значительно реже, в ручьях и реках. Некоторые виды в равной мере могут населять и солоноватые воды, есть и такие, которые живут только в солоноватой воде, соленость которой, однако, составляет не более чем две трети солености морской воды. В типично морских условиях харовые не встречаются.

Чаще всего харофиты поселяются на мягких илистых грунтах, реже в водоемах с песчаным дном, обычно на небольшой — в 1—5 *м* — глубине, хотя в озерах и лагунах их можно встретить и в очень глубоких местах, на глубине до 30 и даже до 40 *м*. В большинстве случаев они образуют обширные заросли.

Все харофиты предпочитают чистую спокойную воду. Для многих из них необходимо но-

вышенное содержание в воде извести. Степень кислотности воды может быть различной, от среднекислой до сильно щелочной, но все же они чаще встречаются в нейтральных и слабо щелочных водах. Пределы активной реакции среды, установленные в водоемах с харовыми водорослями, составляют pH от 5,2 до 9,8.

Наибольшее число видов харовых найдено в водоемах с умеренной температурой воды, однако некоторые обнаружены и при резко контрастных температурных условиях. Например, *хара ломкая* (Chara fragilis) встречается в ледяной воде на севере Норвегии и в горячих источниках Исландии и Йеллоустонского парка (США).

Харовые водоросли, приспособленные в целом к умеренным условиям, сильно реагируют на крайнее выражение отдельных экологических факторов, существенно меняя свой внешний облик. В условиях интенсивного освещения обычно вырастают невысокие растения с многочисленными, тесно скученными побегами; при рассеянном свете — вытянутые немногочисленные стебли. Образование компактных дерновин характерно и для мест с беспокойной водой, испытывающей частые волнения. При сильном обеднении воды питательными веществами в строении талломов могут возникать различные ненормальные отклонения, например, редукция коры у видов хары, обычно имеющих ее в хорошо развитом состоянии, появление раздельнополых растений у однодомных видов и другие.

Географическое распространение харовых водорослей отличается значительным своеобразием. Они распространены по всему земному шару, в водоемах всех континентов и на множестве островов, кроме Антарктиды. Общими границами являются 69° с. ш. в Северной Норвегии и 49° ю. ш. на острове Кергелен. Однако из 300 известных видов харовых только 6 были найдены на всех континентах, большинство же видов встречается только на каком-нибудь одном из них.

Будучи преимущественно равнинными растениями, харовые водоросли нередко весьма обильны в водоемах предгорий и даже в горах. Предельная высота, на которой они были найдены в Гималаях,— 4766 *м* над уровнем моря.

В пределах СССР обнаружено свыше 50 видов харовых водорослей. Наиболее богаты ими водоемы европейской части СССР и Средней Азии; значительно меньше было найдено их на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири; менее всего — на Дальнем Востоке и в арктических районах.

РОЛЬ В ПРИРОДЕ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ХАРОФИТОВ

Место, занимаемое харовыми водорослями в природе, сравнительно невелико, что определяется их обитанием в основном в водоемах озерного и прудового характера, да и то далеко не во всех. Однако там, где они поселяются, влияние их на гидрологический режим и биологические особенности водоемов весьма значительно, так как они обычно разрастаются в массе, нередко покрывая сплошной зарослью все дно водоема. Имеющиеся наблюдения и специальные исследования показывают, что при массовых разрастаниях харовых водорослей режим водоема становится значительно более устойчивым и в нем создается особый биоценоз. На талломах харофитов почти всегда развивается множество эпифитов — микроскопических водорослей и сопровождающих их бактерий, которые служат прекрасной кормовой базой для многих растительноядных личинок насекомых и других представителей беспозвоночных, в свою очередь поедаемых рыбами. В густых зарослях жестких хар находят приют и защиту молодь рыб и другие мелкие животные.

С другой стороны, давно было замечено, что во многих случаях в водоемах при обильном развитии харовых водорослей отсутствуют или очень слабо развиты личинки комаров. Эту особенность хотели даже использовать для борьбы с малярийным комаром, специально разводя харовые в водоемах. Предполагалось, что такое токсическое влияние на личинок комара оказывают особые вещества, выделяемые многими харофитами, свидетельством чего служит свойственный им острый и неприятный запах. Хотя прямыми опытами такое «антикомариное» влияние харофитов и не удалось подтвердить, все же выделение ими каких-то антибиотических веществ в определенные периоды их развития достаточно доказывается многочисленными наблюдениями за ними в лабораторных условиях.

Весьма значительна роль харовых водорослей в природе как источника превосходной пищи для водоплавающей птицы, особенно для их многотысячных стай на путях осенних перелетов. Замечено, что именно на озерах, богатых харовыми, они охотно останавливаются для отдыха и кормежки. В наибольшей мере птицы используют ооспоры, заполненные крахмалом и каплями жира. Так, например, у уток, подстреленных на кормовых озерах во время перелетов, желудки нередко оказывались сплошь набитыми ооспорами.

Прямое использование харовых водорослей человеком невелико и полностью определяется местными обычаями и привычками. В Швейцарии в ряде мест осадки, образовавшиеся на дне прудов и озер, заросших харофитами, выгребают на берег, высушивают в кучах и затем используют как удобрение, особенно полезное

для кислых и тяжелых почв благодаря обилию извести. При больших естественных скоплениях остатков харовых в аллювиальных отложениях, так называемого «харового мергеля», они могут служить для образования лечебных грязей или использоваться как прекрасный фильтрующий материал для очистки тяжелых органических жидкостей, например, при сахароварении. Однако масштабы подобного рода использования харофитов крайне незначительны.

Зато большую известность и очень широкое применение харовые водоросли получили в качестве чрезвычайно удобного объекта для физиологических и биофизических исследований. Огромные размеры клеток, составляющих междоузлия, позволяют с наибольшей легкостью изучать такие явления, как проницаемость цитоплазматических мембран, закономерности движения цитоплазмы, биоэлектрические потенциалы клетки и т. п. Растущую верхушку побегов харофитов, хотя ее еще не используют в этом направлении, можно рекомендовать для изучения внутриклеточных основ процессов морфогенеза, так как здесь каждая отдельная клетка четко маркирована в своем поведении и легко прослеживается на всех этапах дифференцировки таллома.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ ХАРОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Харовые водоросли — очень древние растения, что хорошо показывают находки их в ископаемом состоянии. По-видимому, способность к прижизненному отложению извести и кремнезема в спиральных обволакивающих клетках оогония издревле была свойственна харофитам, и это способствовало тому, что они легко фоссилизировались и хорошо сохранялись в геологических напластованиях. Именно такие образования — фоссилизированные оогонии и ооспоры харофитов, получившие название «гирогониты», преимущественно находят сейчас при бурении и других методах изучения земных недр, когда наталкиваются на районы бывшего произрастания этих растений.

Первые единично встречающиеся остатки ископаемых харофитов известны с силурийских пластов мезозойской эры, а хорошо сохранившиеся остатки их и в большом количестве были уже в девоне (см. табл. на стр. 356). Однако на происхождение харофитов эти ископаемые остатки никакого света пролить не могут. Не помогает и детальный сравнительно-морфологический анализ, так как строение вегетативных и особенно генеративных органов харовых водорослей не имеет аналогий в других растительных группах. И только сходство в наборе

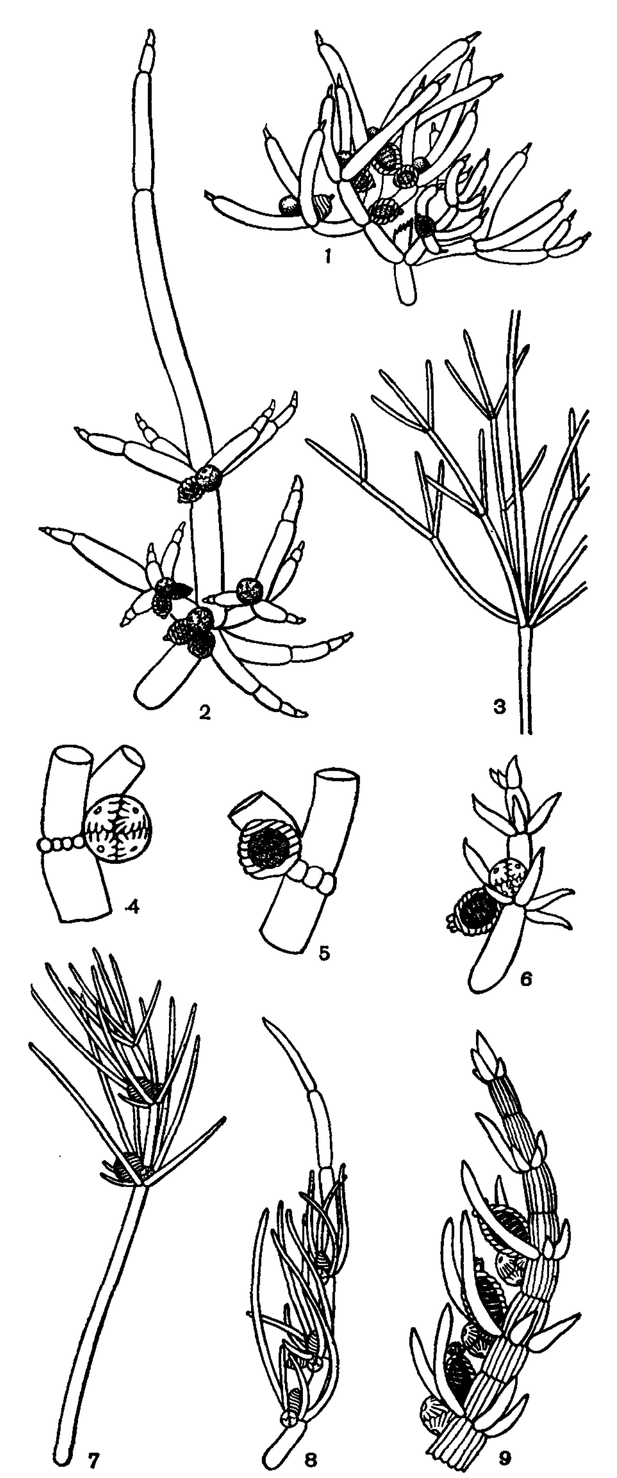


Рис. 271. Плодоносящие листья харофитов, характерные для различных родов:

1 — лист однодомного вида нителлы (Nitella mucronata); *2* — лист однодомного вида толипеллы (Tolypella prolifera); *3—5* — двудомный нителлопсис (Nitellopsis obtusa): *3* — общий вид трех листьев в мутовке, *4* — листовой узел мужского растения, *5* — листовой узел женского растения; *6* — лист однодомного лампротамниума (Lamprothamnium papulosum); *7* — лист однодомного лихнотамнуса (Lychnothamnus barbatus); *8* — лист однодомного вида хары, лишенный коры (Chara gymnophylla); *9* — лист однодомного вида хары, покрытый хорошо выраженной корой (Ch. baltica).

основных пигментов (наличие хлорофиллов *a* и *b*) и мутовчатое строение побегов позволяют предполагать, что харовые водоросли произошли от каких-то высокоорганизованных мутовчатых зеленых водорослей, похожих, например, на современные хетофоровые водоросли из родов драпарнальдия (Draparnaldia) и особенно драпарнальдиопсис (Draparnaldiopsis).

Ископаемые харофиты при общем сходстве их друг с другом и с современными представителями настолько многообразны, что отдел Charophyta в целом мы считаем наиболее правильно рассматривать состоящим из нескольких классов. Все современные формы входят в один из этих классов — класс Charophyceae, в пределах которого можно усмотреть лишь один порядок Charales, подразделяемый нами на два семейства — семейство *нителловых* (Nitellaceae) и семейство *собственно харовых* (Characeae). Эти семейства представляют собой две самостоятельные линии развития, по-видимому, рано разошедшиеся от общего предка, так как нет данных, позволяющих считать какую-нибудь из них эволюционно более продвинутой. Так, в семействе нителловых сам таллом представляется более примитивным, чем у собственно харовых (отсутствие прилистников и стеблевой коры, вильчатое строение листьев), тогда как оогонии устроены сложнее (коронка из 10 клеток). Наоборот, в семействе харовых таллом устроен сложнее (имеются прилистники и у многих представителей стеблевая и даже листовая кора), а оогонии проще (коронка из 5 клеток).

Семейство нителловые (Nitellaceae)

Таллом всегда без прилистников и без коры. Листья членисто-вильчатого строения, иногда неправильного, и тогда с более или менее обособленной основной осью члеников и многоклеточными листочками в ее узлах, реже простые, без листочков. Оогонии в поперечном сечении округлые или эллиптические, с коронкой из 10 клеток, расположенных в два яруса. Содержит 2 рода.

Представители рода *нителла* (Nitella) имеют листья правильно однократно или многократно вильчатые, реже простые. Антеридии образуются на вершине члеников в развилках листа, оогонии — сбоку, у однодомных видов под антеридиями. Ооспоры в поперечном сечении эллиптические. Это обширный род, в СССР известно 10 видов (табл. 38, *1*; рис. 271, *1*).

Род *толипелла* (Tolypella) отличается листьями неправильно вильчатыми до осевых, с многоклеточными листочками в узлах оси, реже простыми. Антеридии и оогонии образуются сбоку, при развилках листа. Ооспоры в поперечном сечении округлые. Небольшой род, в СССР известно 4 вида (табл. 38, *2*; рис. 271,*2*).

Семейство харовые (Characeae)

Таллом с прилистниками и у большинства с корой, иногда кора только стеблевая или отсутствует. Листья членисто-линейного строения, с основной осью члеников и пучками одноклеточных листочков в ее узлах. Оогонии в поперечном сечении округлые, с коронкой из 5 клеток, расположенных в один ярус. Содержит 4 рода.

Из рода *нителлопсис* (Nitellopsis) хорошо известен и широко распространен только один двудомный вид — N. obtusa, встречающийся и в СССР, преимущественно в глубоких пресных водоемах. Прилистники рудиментарные, в однорядном венчике. Кора отсутствует. Листья сравнительно простые, дву-, пятичленистые, с 1—3 длинными листочками в узлах. В нижних частях стеблей всегда образуются клубеньки характерной звездчатой формы. (Табл. 38, *3*; рис. 270, *5—7*; 271, *3—5*.)

Род *лампротамниум* (Lamprothamnium) небольшой, насчитывающий всего несколько видов. Хорошо известен и широко распространен только один однодомный вид — L. papulosum, обычный у нас в опресненной морской воде бухт, заливов и лагун, реже в солоноватых континентальных водоемах. Прилистники хорошо развитые, длинные, в однорядном венчике. Кора отсутствует. Листья из 4—7 члеников. Листочки по 4 и более в каждом листовом узле. Оогонии располагаются ниже антеридиев (рис. 271, *6*).

Род *лихнотамнус* (Lychnothamnus) включает только один однодомный вид — L. barbatus, населяющий пресные водоемы. В пределах СССР он обнаружен лишь в Прибалтике. Прилистники хорошо развитые, длинные, в однорядном венчике. Стебли с недоразвитой корой или без коры. Листья полностью без коры, из 3—5 члеников. Листочки по 4 и более в каждом листовом узле. Оогонии располагаются поодиночке между двумя антеридиями (рис. 271, *7*).

Род *хара* (Chara) самый обширный, в СССР известно около 40 видов, населяющих как пресные, так и солоноватые воды. Прилистники хорошо развитые, длинные или укороченные, в однорядном или двухрядном венчике. Стебли и листья с хорошо развитой корой, реже без коры, иногда кора развивается только на стеблях. Листья обычно состоят из большого числа члеников. Листочки расположены по 4 и более в каждом листовом узле. Растения однодомные и двудомные. У однодомных видов оогонии располагаются выше антеридиев. (Табл. 38, *4*; рис. 271, *8*, *9*.)

ПРОИСХОЖДЕНИЕ, РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ И ЭВОЛЮЦИЯ ВОДОРОСЛЕЙ

Вопрос о происхождении и эволюции водорослей очень сложен из-за разнообразия этих растений, особенно их субмикроскопического строения и биохимических признаков. Решение этой проблемы затруднено, кроме того, плохой сохранностью большинства водорослей в ископаемом состоянии и отсутствием связующих звеньев между современными отделами растений в виде организмов промежуточного строения.

Проще всего решается вопрос о происхождении прокариотических (доядерных) водорослей — сине-зеленых, имеющих много общих признаков с фотосинтезирующими бактериями. Вероятнее всего, сине-зеленые водоросли произошли от организмов, близких к пурпурным бактериям и содержащих хлорофилл *а*.

Относительно происхождения эукариотических (ядерных) водорослей в настоящее время нет единой точки зрения. Существуют две группы теорий, исходящих или из симбиотического, или из несимбиотического их происхождения.

По теории симбиогенеза хлоропласты и митохондрии клеток эукариотических организмов некогда были самостоятельными организмами: хлоропласты — прокариотическими водорослями, митохондрии — аэробными бактериями. Как предполагают, существовало несколько групп прокариотических водорослей, различающихся набором пигментов. В результате захвата амебоидными гетеротрофными эукариотическими организмами аэробных бактерий и прокариотических водорослей возникли предки современных групп эукариотических водорослей. Некоторые исследователи приписывают симбиотическое происхождение хромосомам и жгутикам.

Теория симбиотического происхождения эукариотических водорослей и др. организмов получила особенно широкое распространение за последнее время. Она основана на давно известных фактах самовоспроизведения упомянутых органоидов клеток и на новых данных об автономности хлоропластов и митохондрий и их биохимическом сходстве с прокариотами. Это сходство выражается в следующем:

1. Хлоропласты и митохондрии, подобно прокариотам, содержат ДНК и РНК; в них находятся рибосомы того же типа, что и у прокариотов.

2. Антибиотики, подавляющие рост бактерий, тормозят образование и размножение хлоропластов и митохондрий эукариотических организмов, но не действуют на рост самих клеток и тканей.

3. Механизмы фотосинтеза у сине-зеленых и эукариотических водорослей в значительной мере сходны.

Однако наряду с фактами, свидетельствующими в пользу симбиогенеза эукариотических организмов, имеются данные, говорящие об обратном. Например, система переноса электронов в хлоропластах и набор ферментов, необходимых для образования пигментов, участвующих в фотосинтезе, регулируются генами ядра. Синтез ряда ферментов митохондрий зависит от ядра и цитоплазмы. Если учесть эти и другие факты, хлоропласты и митохондрии оказываются не «автономными», а «полуавтономными». Что касается самовоспроизведения, то оно обнаружено даже у поверхностного (кортикального) слоя инфузорий, признаки которого наследуются в ряду поколений независимо от ядра

и цитоплазмы. Это было установлено путем пересадок ядра и цитоплазмы других особей, обладающих кортикальным слоем с иными признаками. Конечно, никак нельзя представить, что кортикальный слой инфузорий некогда был самостоятельным организмом. На водорослях такие эксперименты не проводились.

Автономность хлоропластов и митохондрий в равной мере может свидетельствовать как об их некогда самостоятельном существовании, так и о далеко зашедшем процессе специализации и автономности органоидов клетки. Точно так же и данные о неполной автономности хлоропластов и митохондрий можно с равным успехом принять за доказательство их несимбиотического происхождения или рассматривать как пример утраты симбионтами полной автономности в ходе эволюции. Нам представляется, что частичная или полная автономность органоидов клетки от ядра является необходимым условием нормальной жизнедеятельности эукариотической клетки и своевременного реагирования ее органоидов на изменения окружающей среды. Эукариотические клетки в среднем в 10^3—10^4 раз крупнее прокариотических клеток. При полной зависимости органоидов от ядра малейшее нарушение его нормального функционирования, хотя бы на короткий отрезок времени, например при митозе, означало бы нарушение обмена веществ всей клетки.

Не в пользу симбиотического происхождения клеток эукариотических водорослей свидетельствует также отсутствие достаточного сходства в строении хлоропластов и клеток сине-зеленых водорослей — единственных современных прокариотических водорослей. Сейчас существует целый ряд бесцветных одноклеточных организмов, в которых живут в качестве симбионтов явные сине-зеленые водоросли, выполняющие функции хлоропластов и называемые цианеллами. Цианеллы отличаются от свободноживущих сине-зеленых водорослей. Интересно, например, что у симбиотического глаукоцистиса (Glaucocystis nostochinearum), изученного посредством электронного микроскопа, цианеллы, в отличие от свободноживущих сине-зеленых водорослей, не имеют оболочки, т. е. симбиоз зашел здесь очень далеко. Тем не менее даже в таком «упростившемся» виде цианеллы все же остаются сине-зелеными водорослями и по своей организации и поведению в клетке хозяина решительно не сходны с хлоропластами (подробнее см. раздел «Сожительство водорослей с другими организмами»).

Таким образом, существующие ныне данные не позволяют принять теорию симбиогенеза в качестве основы для пересмотра путей возникновения и эволюции эукариотических водорослей.

Если исходить из несимбиотического происхождения эукариотических водорослей, то приходится допустить, что они возникли от предка, общего с сине-зелеными водорослями, имеющего хлорофилл *a* и фотосинтез с выделением кислорода (рис. 272). Единственным возражением против этого может быть разница в составе клеточной стенки: у сине-зеленых водорослей, так же как и у бактерий, в клеточной стенке имеется муреин. В целом по составу и строению клеточной стенки, а также по реакциям, благодаря которым идет синтез ее веществ, прокариоты существенно отличаются и от животных, и от остальных растений. В случае принятия такого возражения пришлось бы выводить эукариотические водоросли от других организмов. Это значило бы признать, что фотосинтез с участием хлорофилла *a* и выделением кислорода возникал в ходе эволюции жизни на Земле два раза. Однако это, учитывая множество реакций, осуществляемых в процессе фотосинтеза с участием многих ферментов, представляется менее вероятным, чем смена в ходе эволюции веществ клеточной стенки. У эукариотических водорослей, очевидно, не сразу появилась твердая жесткая клеточная стенка из целлюлозы или других веществ. Наиболее примитивной у эукариотических водорослей, очевидно, следует считать амебоидную форму строения, а клеточная стенка всех современных прокариот имеет жесткую основу. Следовательно, современные фотосинтезирующие прокариоты, т. е. сине-зеленые водоросли,— это боковая, тупиковая ветвь растительной эволюции. Эукариотические водоросли имели с ней лишь общего прокариотического предка, лишенного твердой оболочки.

Первым шагом на пути возникновения эукариотических водорослей было формирование ядра и хлоропластов. На этом этапе эволюции появились красные водоросли, для которых характерно отсутствие жгутиковых стадий, примитивность строения хлоропластов и появление второй разновидности хлорофилла — хлорофилла *d*. Несмотря на сложность цикла развития и анатомического строения, достигнутую некоторыми представителями, красные водоросли оказались боковой и слепой ветвью эволюции.

Важнейшим моментом в становлении органического мира на Земле явилось развитие у одноклеточных эукариотов двигательного аппарата — жгутиков, построенных весьма своеобразно: внутри их по периферии располагаются 9 пар фибрилл и 2 фибриллы находятся в центре. С их появлением зародилась центральная прогрессивная группа — фотосинтезирующие эукариотические жгутиковые. Начиная с этого этапа эволюция эукариотов пошла в нескольких направлениях: у одних организмов в дополне-

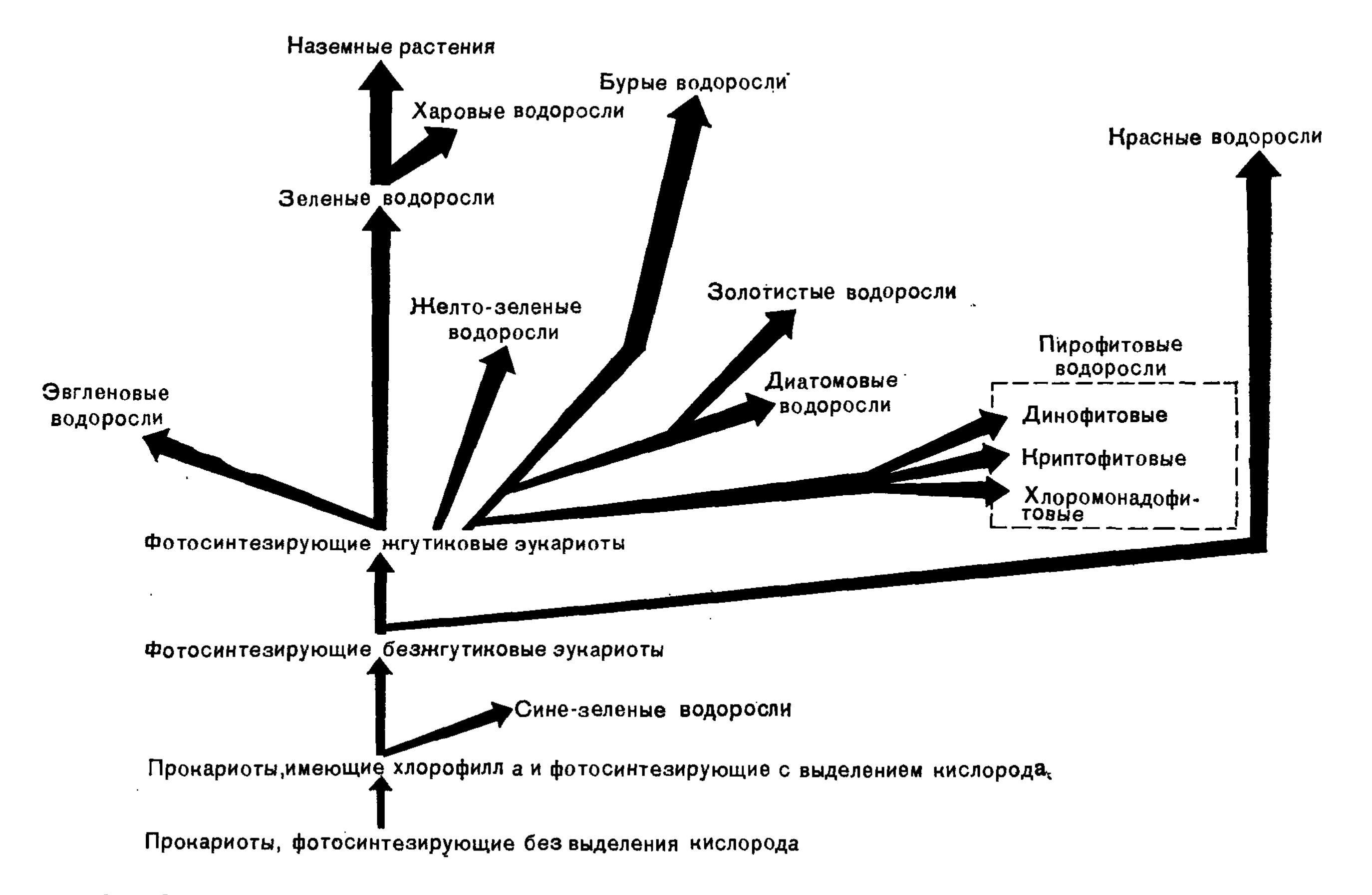


Рис. 272. Схема происхождения и эволюционного развития водорослей.

ние к хлорофиллу *a* появились хлорофилл *b*, *c* или *e* и ряд новых дополнительных пигментов, а другие организмы утратили фотосинтезирующие пигменты и полностью перешли к гетеротрофному питанию. Одновременно происходила эволюция, сопровождающаяся видоизменением первоначального строения жгутикового аппарата. Например, у диатомовых исчезла центральная пара фибрилл, у некоторых золотистых водорослей появилась гаптонема (уплощенный «жгутик») с 5—8 одиночными фибриллами по периферии и тремя мембранами в оболочке. Правда, некоторые исследователи допускают, что эукариотические водоросли могли возникнуть от гетеротрофных безжгутиковых эукариотических организмов. Но это было бы возможно, если допустить, что фотосинтез с выделением кислорода и жгутики, имеющие одно и то же исходное строение у всех водорослей и гетеротрофных организмов, появлялись дважды. Существуют также предположения, что сине-зеленые водоросли непосредственно дали начало красным водорослям, а водоросли, обладающие жгутиками, произошли от бесцветных жгутиковых. Однако это означало бы, что дважды в ходе эволюции формировалось ядро, имеющее одно и то же строение и делящееся митотически, и дважды создавались одинаковые фотосинтезирующие системы с хлорофиллом *a* и хлоропластами. Все это крайне маловероятно.

Согласно изложенным представлениям о путях возникновения эукариотических водорослей, гетеротрофные жгутиковые приходится выводить из фотосинтезирующих самостоятельно в нескольких ветвях. Проще допустить неоднократную утрату хлоропластов, которая, к тому же, действительно наблюдается у представителей многих групп одноклеточных водорослей, чем предположить симбиотическое происхождение эукариот или многократное возникновение фотосинтеза и единообразно устроенных у всех эукариот жгутиков и ядер. Утрата пластид некоторыми жгутиковыми тем более допустима, что фототрофные организмы, как прокариоты, так и эукариоты, никогда не теряли полностью способности к гетеротрофному питанию, унаследованному от первичных гетеротрофов, появившихся при зарождении жизни на Земле. Вместе с тем всем организмам, живущим на

Земле, свойственно биохимическое единство независимо от способа питания (автотрофного или гетеротрофного). Дж. Бернал, например, писал: «...при рассмотрении биохимии в целом, включая процессы, протекающие у всех видов животных и растений, а также бактерий и вирусов, обнаруживалось необычайное единство и экономичность. Все снова и снова мы встречаемся с одними и теми же химическими реакциями и структурами — вплоть до деталей атомной структуры. И даже там, где наблюдаются вариации, это вариации на одну и ту же тему. Так, например, порфирины используются в дыхательных ферментах, при фотосинтезе и при переносе кислорода у высших животных».

Первичные фотосинтезирующие жгутиковые эволюционировали по двум главным направлениям. У одних жгутиковых преобладающее значение получили бурые пигменты, и у ряда представителей появился второй хлорофилл — *c* или *e*, а в числе запасных питательных веществ у многих представителей стали образовываться разные модификации специфического полисахарида ламинарина. Второе направление эволюции жгутиковых характеризуется преобладанием зеленой окраски и наличием хлорофилла *b* наряду с хлорофиллом *a*. Промежуточное положение между этими двумя основными направлениями заняли жгутиковые, которые, эволюционируя, привели к появлению разнородной группы желто-зеленых водорослей, имеющих зеленую окраску. Хлоропласты желто-зеленых водорослей не содержат хлорофилла *b* и имеют такое же строение, как у большинства водорослей с бурыми пигментами. В качестве запасного вещества может образовываться хризоламинарин; крахмал и парамилон отсутствуют. В пределах каждого из этих направлений эволюция пошла по нескольким линиям, нередко параллельно, сопровождаясь возникновением сходных форм строения тела.

Жгутиковые с преобладанием бурых пигментов эволюционировали несколькими путями, которые привели к возникновению водорослей: золотистых, диатомовых, бурых и пирофитовых. Последние фактически представляют два самостоятельных отдела, из которых один, объединяющий динофитовые водоросли, выделяется строением ядерного аппарата не только среди водорослей с бурыми пигментами, но и среди всех эукариотических организмов. Из числа водорослей, окрашенных в бурый цвет, наибольшего расцвета достигли диатомовые и бурые. Диатомовые заняли доминирующее положение среди микроскопических водорослей морей и континентальных водоемов. Бурые водоросли оказались наиболее приспособленными к жизни в прибрежной зоне моря. У них возник ряд приспособлений, позднее появившихся на иной основе у наземных растений. Здесь имеется в виду наличие у бурых водорослей ситовидных трубок, подобных по субмикроскопическому строению проводящим элементам флоэмы высших растений, а также развитие спорофита на гаметофите или гаметофита на спорофите и размножение некоторых видов посредством сформированных проростков спорофитов. Бурые водоросли захватили в море наиболее благоприятные для роста донных водорослей места, где существует твердый грунт и почти постоянное движение воды. Среди морских донных водорослей бурые водоросли заняли такое же положение, как покрытосеменные растения на суше. В планктоне морей значительную долю растительных организмов, кроме диатомовых, составляют еще только кокколитофориды из золотистых водорослей и динофитовые водоросли.

Эволюция жгутиковых с зелеными пигментами шла в основном в одном направлении, охватывающем отдел зеленых водорослей. От него очень рано отделились эвгленовые водоросли, которые не эволюционировали дальше одноклеточного состояния. От многоклеточных зеленых водорослей в качестве боковой ветви эволюции отделились харовые водоросли. У них наиболее сложно устроенные органы полового размножения среди водорослей с зелеными пигментами, и тем не менее это тупиковая группа, представленная сейчас ограниченным числом родов и видов довольно однотипного строения. В прошлые геологические эпохи пышного развития достигали из зеленых водорослей дазикладовые и сифоновые, последние и сейчас играют существенную роль в жизни тропических морей. Эволюция зеленых водорослей в водной среде не привела к появлению сложно устроенных и крупных слоевищ тканевого строения, сравнимых с бурыми и красными водорослями. Продолжением эволюции зеленых водорослей явилось возникновение фотосинтезирующих высших наземных растений.

Происхождение наземных растений иногда пытаются связывать с бурыми водорослями из-за существования у них многогнездных спорангиев и гаметангиев, которые ошибочно принимают за многоклеточные органы размножения. Вместилища бурых водорослей делятся на камеры в последний момент при формировании в них зооидов, чего не наблюдается у наземных растений. В то же время бурые водоросли сильно отличаются от наземных растений набором пигментов, запасными питательными веществами, химическим составом оболочки.

ЗНАЧЕНИЕ ВОДОРОСЛЕЙ В ПРИРОДЕ И ЖИЗНИ ЧЕЛОВЕКА

ИСТОРИЧЕСКАЯ РОЛЬ ВОДОРОСЛЕЙ. ВОДОРОСЛИ КАК ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Водоросли — одни из древнейших организмов, населяющих нашу планету. Пожалуй, только бактерии могут поспорить с ними в древности происхождения и длительности существования. В прошлые геологические эпохи, как и в настоящее время, водоросли населяли океаны, реки, озера и другие водоемы. Обогатив атмосферу кислородом, они вызвали к жизни разнообразный мир животных и способствовали развитию аэробных бактерий; они явились родоначальниками растений, заселивших сушу, и, как это неудивительно, создали мощные толщи горных пород.

Для того чтобы лучше представить геологическое значение водорослей, необходимо в общих чертах ознакомиться с основными этапами развития Земли, которые отражены в геохронологической таблице. Эта таблица — результат кропотливого труда многих поколений геологов и палеонтологов; она составлена с учетом новейших достижений геохимии. Читать ее следует снизу вверх, от наиболее древних периодов к нашему времени (рис. 273).

Первые страницы летописи о жизни древнейших организмов Земли дошли до нас в виде отдельных обрывков, содержание которых подчас трудно поддается прочтению из-за плохой сохранности остатков вымерших обитателей нашей планеты. По-видимому, остатки многих бесскелетных организмов вообще не дошли до нас. Поэтому геологи назвали первый этап в развитии жизни на нашей планете криптозойским, т. е. этапом «скрытой жизни». Криптозой (или, как часто говорят, докембрий) объединяет две эры — археозойскую и протерозойскую. Следующий, фанерозойский этап (этап «явной жизни») охватывает только около $^1/_4$ времени существования жизни на нашей планете, но изучен он гораздо полнее. Обильные остатки организмов, сохранившиеся в слоях фанерозоя, позволили с большей полнотой проследить развитие животных и растений на этом этапе.

Фанерозойский этап делят на три эры — палеозойскую (эра «древней жизни»), мезозойскую (эра «средней жизни») и кайнозойскую (эра «новой жизни»).

Эрой водорослей и бактерий называют протерозой, однако появились они еще раньше. Уже давно высказывались предположения, что архейские графиты и мраморы — результат жизнедеятельности каких-то древних организмов, а в последнее десятилетие удалось найти остатки живых существ, населявших древнейшие моря нашей планеты: в Южной Африке в архейских породах были обнаружены самые древние из известных в настоящее время организмов, жившие на Земле 3 млрд. 200 млн. лет назад. Они представляют собой шаровидные микроскопические тельца (диаметром от 5 до 30 *мкм*), по своему строению очень похожие на сине-зеленые водоросли.

Этапы	Эры	Периоды
Фанерозойский (фанерозой) 570 млн. лет	Кайнозойская (кайнозой) 67 млн. лет	Четвертичный 2 млн. лет
		Третичный (палеоген, неоген) 65 млн. лет
	Мезозойская (мезозой) 173 млн. лет	Меловой (мел) 70 млн. лет
		Юрский (юра) 58 млн. лет
		Триасовый (триас) 45 млн. лет
	Палеозойская (палеозой) 330 млн. лет	Пермский (пермь) 45 млн. лет
		Каменноугольный (карбон) 75 млн. лет
		Девонский (девон) 55 млн. лет
		Силурийский (силур) 30 млн. лет
		Ордовикский (ордовик) 60 млн. лет
		Кембрийский (кембрий) 65 млн. лет
Криптозойский (криптозой) 1500 млн. лет	Протерозойская (протерозой) 500 млн. лет	
	Археозойская (археозой) 1000 млн. лет	

Рис. 273. Геохронологическая таблица.

В Южной Африке было сделано еще одно открытие. Оказалось, что скопление графита в архейских доломитах Трансвааля — это не что иное, как остатки колоний водорослей, живших 2 млрд. 600 млн. лет назад. По своим особенностям они наиболее близки к сине-зеленым. Здесь же были обнаружены и остатки древнейших колоний водорослей в виде мелких куполовидных известковых образований.

Гораздо больше следов жизнедеятельности оставили после себя водоросли протерозойской эры. Однако находки самих водорослей — явление чрезвычайно редкое.

Огромный интерес для науки представило открытие, сделанное при исследовании под микроскопом тончайших срезов (шлифов) горных пород в Канаде. Здесь были обнаружены как бы законсервированные кремнеземом нити водорослей, живших в протерозойскую эру. Детальное изучение строения этих водорослей позволило заключить, что еще 2 млрд. лет назад сине-зеленые водоросли так же, как и современные, обладали специальными приспособлениями для перенесения неблагоприятных условий и для вегетативного размножения.

Что же собой представляют многочисленные памятники жизнедеятельности протерозойских водорослей, дошедшие до наших дней? Во многих районах земного шара распространены толщи своеобразных известняков, получивших названия «плойчатые известняки», «скорлуповатые породы», «породы со структурой часовых стекол». Чаще всего их называют «строматолиты», что в переводе значит «ковровый камень». Внешне эти известняки напоминают многочисленные стопки часовых стекол, плотно прижатые друг к другу (рис. 274). Долгое время природа этих образований была загадкой, и лишь кропотливый труд многих исследователей позволил выяснить, что строматолиты — это постройки колоний сине-зеленых водорослей.

Таким образом, можно утверждать, что на дне прибрежных мелководных участков докембрийских морей существовали сине-зеленые водоросли. Они извлекали из воды растворенные соли кальция и откладывали в слизистых чехлах своих нитей зернышки кальцита. Наиболее интенсивный рост водорослей и накопление карбоната кальция происходили весной и летом. Нижняя часть колоний водорослей постепенно отмирала, оставляя после себя корочку известкового вещества. Осенью и зимой колонии водорослей засыпались глинистыми частицами, оседающими из морской воды. Затем с наступлением благоприятных условий происходило образование следующего слоя известкового вещества. За многие тысячелетия водоросли образовали слоистые скорлуповатые толщи известняков мощностью до 200 *м*, простирающиеся

иногда на несколько километров. Особенно мощные, высотой до 1100 *м*, водорослевые постройки описаны в Австралии. Известны они в европейской части СССР, на Урале, в Восточной Сибири, на хребте Ала-Тау, Чукотке, в Западной Европе, Китае, Маньчжурии, Экваториальной Африке, Канаде, США.

Изучение строматолитов имеет большое практическое значение, ведь они являются почти единственными следами жизни, дошедшими до нас со времен докембрия. Кроме того, для поисков полезных ископаемых, связанных с докембрийскими породами (железных, марганцевых, кобальтовых и урановых руд, золота, меди, фосфоритов и др.), геологам очень важно знать об условиях, существовавших в то далекое время на Земле. Сейчас по находкам строматолитов определяют береговые линии давно исчезнувших морей и океанов.

Массовое развитие водорослей в докембрийских морях не только оставило после себя памятники в виде толщ горных пород, но и явилось подлинной революцией в истории всей нашей планеты. Ведь сине-зеленые докембрийские водоросли были первыми на Земле автотрофными фотосинтезирующими организмами, способными при помощи солнечной энергии усваивать углерод и выделять свободный кислород. Считается, что к началу палеозоя атмосфера, до этого состоявшая из метана, аммиака и углекислого газа, обогатилась свободным кислородом и ее состав стал близким к современному. В атмосфере появился озон, ставший экраном, предохраняющим Землю от губительного потока радиоактивного излучения. Наличие свободного кислорода привело к появлению животных и аэробных бактерий. Водоросли явились мощными создателями не только кислорода, но и органического вещества, ставшего пищей животных и бактерий.

С палеозоя началось бурное развитие животного мира на нашей планете. Эра безраздельного господства бактерий и водорослей закончилась. Но водоросли продолжали играть немалую роль и в более поздние эпохи.

Наиболее грандиозные геологические образования, созданные живыми организмами,— это подводные скалы, или рифы. Главными рифостроителями в настоящее время являются беспозвоночные животные кораллы, а из растений — красные водоросли литотамнии (Lithothamnion). Последних называют иногда каменными водорослями, так как в оболочках их клеток откладывается такое большое количество карбоната кальция и отчасти магния, что они буквально приобретают прочность камня, замуровывая отмирающие части колоний.

Особенно широко рифы распространены в тропической части Тихого океана, но известны они также в Индийском и Атлантическом океанах и в Красном море. О грандиозности сооружений, создаваемых живыми организмами, можно судить хотя бы по Большому Барьерному рифу, который тянется почти на 2 тыс. *км* вдоль северо-восточного берега Австралии. В настоящее время рифы — это острова и даже целые архипелаги, на которых живут люди; это надежные гавани, но нередко и грозная опасность для морских судов; в рифах находят пищу и убежище миллиарды живых существ.

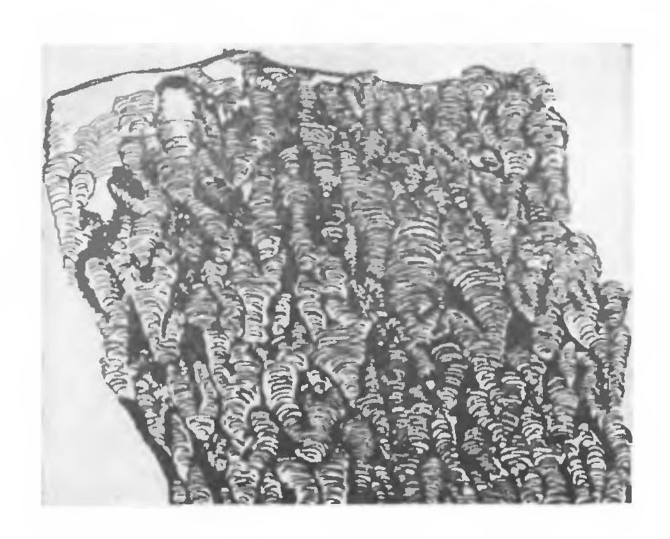


Рис. 274. Строматолиты — постройки колоний вымерших протерозойских сине-зеленых водорослей. Зарисовка продольного разреза строматолитового известняка.

Образование рифов происходит не только в современную эпоху, этот процесс продолжался в течение всего фанерозоя. Строение рифов и их распространение тесно связаны с распределением суши и моря в прошлые геологические эпохи, с развитием морских бассейнов и с эволюцией организмов-рифостроителей. Древние рифовые постройки — это ценнейшие документы, позволяющие судить о физико-географических условиях среды и о развитии жизни в давно прошедшие времена.

Более двухсот лет люди изучают рифы, но до сих пор открыты еще не все тайны этих удивительных сооружений природы. Во всяком случае, несомненно, что с древнейших времен постоянными рифостроителями являются различные группы водорослей, способные концентрировать в своем теле карбонат кальция; преимущественно это красные, зеленые (сифонеи) и сине-зеленые водоросли.

В некоторых рифах водоросли образуют основную массу, преобладая над кораллами. Так, например, в рифах островов Фиджи в Тихом океане водорослей почти в три раза больше, чем кораллов.

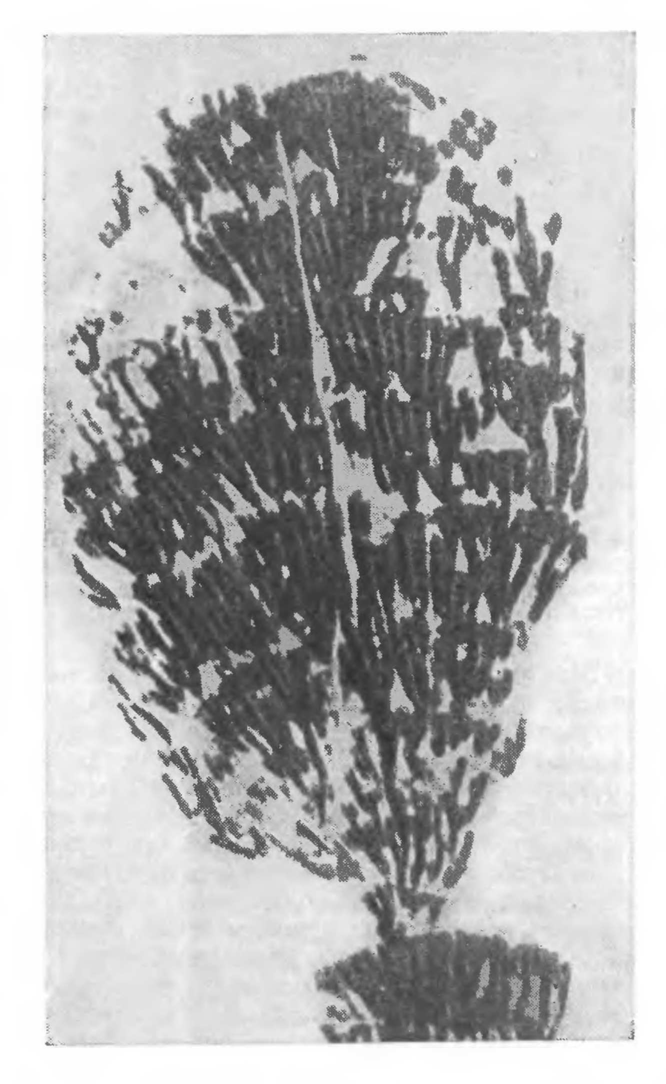


Рис. 275. Отпечаток водоросли эпифитон (Epiphyton parapusillum), найденный в нижнекембрийских породах Кузнецкого Алатау.

Часто водоросли образуют гребни рифов. Если кораллы, как правило, растут на глубине 10—20 *м*, то ближе к поверхности обычно поселяются красные кораллиновые водоросли — обитатели подвижных вод. Их гибкие ветки при движении водных масс легко гнутся, не ломаясь. В тропических водах кораллиновые водоросли растут чрезвычайно быстро, удлиняясь на 24—26,5 *см* в год. Имеются наблюдения, что судоходные каналы глубиной 2 *м*, проложенные через рифы, полностью зарастали красными водорослями в течение 10 лет. Ветвистые низкие кустики, шаровидные и стелющиеся корковидные колонии этих водорослей, окрашенные в розовые и красные тона, переплетаясь вместе, образуют по краю кораллового рифа плотную известковую массу в виде гребня.

Активное участие в постройке рифов принимают зеленые сифоновые водоросли. В их оболочках также концентрируется карбонат кальция. В лагунах атолла Фунафути и атоллов Марианских островов в Тихом океане были вскрыты пласты, переполненные остатками сифонеи халимеды. Растет халимеда чрезвычайно быстро. На атолле Фунафути (о-ва Эллис) установили, что за два с половиной месяца прирост халимеды составил в высоту 55 *см* и в диаметре 8 *см*. Членики халимеды, покрытые ситовиднопродырявленным известковым чехлом, буквально оплетают коралловые рифы.

Почти во всех районах нашей планеты известны древние рифы, в образовании которых принимали участие водоросли. В кембрии наиболее распространенной водорослью-рифостроителем был *эпифитон* (Epiphyton, рис. 275). До сих пор существуют разные мнения о систематическом положении эпифитона. Одни исследователи считают его сине-зеленой водорослью, другие относят к красным. На несколько километров тянулись рифы, образованные эпифитоном и древними вымершими животными — археоциатами, в теплом морском бассейне на месте современной Тувы (Восточный Саян). По мере опускания морского дна рифы нарастали все выше и выше, достигнув высоты 500—800 *м*. Рифовые кембрийские известняки, переполненные остатками эпифитона, известны в Восточной Сибири, Кузнецком Алатау, на Южном Урале, в Антарктике, Италии, Франции, Австралии.

Основную массу известняков хребта Кара-Чатыр в Южной Фергане в каменноугольное время создали рифообразующие сифоновые водоросли. В Крыму по реке Каче обнаружены рифы пермского периода, почти полностью образованные сифоновой водорослью мицциeй. Такие же мицциевые рифовые известняки описаны в Югославии, Греции, Северном Ираке, Японии, США (штаты Оклахома и Колорадо). Мощность толщи известняков, представляющей собой водорослево-коралловые рифы юрского периода, достигает в Альпах 1000 *м*. В юрском периоде возникли и рифовые постройки красных водорослей в Крыму, образовав живописные вершины Яйлы, Ай-Петри, Никитскую, Чатырдаг и др.

Вдоль Восточных Карпат от города Броды до Каменец-Подольского в районе Днестра тянется гряда высоких (до 70 *м*) холмов, поросших лесом,— Медобор. По сторонам гряды располагаются скалистые холмы, известные под названием Толтры. Это древний барьерный риф, построенный в основном красными водорослями литотамниями в прибрежной полосе

тепловодного неогенового морского бассейна. И таких примеров много.

Изучение древних рифов начато сравнительно недавно, но оно имеет огромное практическое значение. Рифовые известняки — это ценный строительный материал, так как карбонат кальция рифовых построек часто отличается высокой чистотой и его используют на производство самых высоких марок цемента. В Восточном Саяне и на восточном склоне Урала к древним рифам приурочены залежи алюминиевых бокситовых руд. С рифовыми постройками тесно связаны месторождения нефти Башкирии: погребенные под мощной толщей более молодых пород, древние рифы, созданные водорослями и мшанками в каменноугольное время, оказались коллекторами огромных запасов черного золота. Месторождения нефти в Ираке (Мосул) связаны с мощной грядой водорослевых и коралловых рифов конца мелового — начала третичного времени. Вместилищем нефтяных залежей являются также погребенные девонские массивы в США. Не исключено, что масса органического вещества, создаваемого водорослями, населявшими древние морские бассейны, явилась одним из источников образования самой нефти.

Однако этими грандиозными постройками не ограничивается участие водорослей в образовании карбонатных пород. Хорошо известны, например, так называемые харациты — известняки, сложенные почти исключительно обызвествленными плодовыми телами — оогониями — харовых водорослей. Они обнаружены в третичных отложениях Киргизии и Тувы. Двенадцатиметровый пласт раннедевонского харацита, простирающийся на 240 *м*, найден в штате Колорадо в парке Пери. Какие же мощные заросли харовых должны были развиваться в древних водоемах, чтобы их оогонии, диаметр которых обычно не превышает 1 *мм*, могли образовать целые пласты известняка!

Удивительно и происхождение знакомого всем писчего мела. При рассматривании мела под микроскопом при небольших увеличениях обычно бросаются в глаза главным образом известковые раковины фораминифер, но при увеличениях более чем в 1000 раз там обнаруживается огромное количество прозрачных пластинок другого происхождения, величина которых не превышает 10 *мкм*. Это так называемые кокколиты — частицы известкового панциря золотистых водорослей кокколитофорид (рис. 71). Электронный микроскоп позволил установить, что меловые породы почти на 95% состоят из кокколитов и их обломков.

Новейшие исследования показали, что и в настоящее время в теплых водах морей и океанов происходит образование кокколитовых илов. Развиваясь в огромных количествах (максимальное число кокколитофорид в 1 $м^3$ воды в тропической части Тихого океана примерно 1 685 000 экземпляров), кокколитофориды извлекают растворенные в воде соли кальция и используют их для построения своего панциря. Отмирая, клетки опускаются на дно, и их известковая оболочка распадается на отдельные кокколиты, образующие в течение многих тысячелетий известковый осадок.

Водоросли играют немалую роль не только в круговороте кальция в природе, но и в круговороте кремния — одного из самых распространенных элементов. Начиная с позднего мела господствующее положение почти во всех водоемах земного шара завоевали диатомовые водоросли, обладающие кремнеземным панцирем. Кремний их панциря составляет до 75% от сухой массы всей клетки. Для построения панциря диатомеи извлекают из воды растворенную в ней кремниевую кислоту. При благоприятных условиях они обладают колоссальной энергией размножения. Наблюдения показали, что удвоение числа их клеток может происходить в природе каждые 4 *ч*, в условиях опыта число клеток за 8 *ч* увеличивалось в 10 раз. Весной во время массового развития, называемого «цветением» воды, в поверхностном слое насчитывалось до 12 млн. клеток диатомей в 1 *л*. Расчеты показывают, что в Мировом океане эти микроскопические водоросли ежегодно извлекают из воды и используют на построение своих панцирей от 72—109 до $154 \cdot 10^9$ *т* кремнезема. Отмирая, клетки диатомей опускаются на дно водоемов, где постепенно накапливается осадок, состоящий из их панцирей. Предполагают, что за 1000 лет может отложиться слой осадков мощностью от 7,5 до 30 *см*. Эти породы, состоящие из массового скопления панцирей диатомей, так называемые диатомиты, достигают местами мощности в несколько сотен метров.

Диатомиты широко используются в народном хозяйстве. К 1969 г. добыча диатомитов в капиталистических странах достигла 1,75 млн. *т* в год. Крупнейшими экспортерами являются США, Франция, ФРГ, Алжир. В СССР месторождения диатомитов промышленного значения имеются в Поволжье, Приморском крае, на восточном склоне Урала, Кавказе, на Сахалине.

В настоящее время диатомиты используют почти в 50 отраслях промышленности. Их ценные качества — высокая пористость и низкий удельный вес. Большое количество диатомитов идет на приготовление легких кирпичей; в частности, плитками из диатомита облицован купол собора святой Софии в Стамбуле. Применяют диатомиты и в качестве добавки к различным сортам цемента. Но наиболее широкое



Рис. 276. Колонии сине-зеленой водоросли глеокапсоморфы (Gloeocapsomorpha prisca), принимавшей участие в образовании горючих сланцев Эстонии (сильно увеличено).

применение диатомит нашел в качестве фильтрующего материала при производстве различных масел, жиров, в сахарной и химической промышленности. Была даже осуществлена успешная попытка лечения диатомитом трофических язв конечностей.

Наконец, в определенных условиях водоросли явились исходным веществом для образования жидких и твердых нефтеподобных соединений. Так, например, горючие сланцы Ленинградской области и Эстонии обязаны своим происхождением одноклеточной сине-зеленой водоросли *глеокапсоморфе* (Gloeocapsomorpha, рис. 276), которая в огромных количествах развивалась в водоемах среднего ордовика. Вещества, созданные другой сине-зеленой водорослью — *глеокапситосом* (Gloeocapsithos), были исходными при образовании горючих сланцев Минусинской котловины.

В Подмосковье от Тулы до Новомосковска открыты залежи особых разновидностей угля, так называемых гумусово-сапропелевых углей или богхедов. Они образовались за счет органического вещества сине-зеленых водорослей, в массе развивавшихся в континентальных водоемах в карбоновое время. Такие же угли известны на Южном Урале, в Шотландии и Пенсильвании. Богхеды являются ценным сырьем для получения дегтя.

Древние водоросли, условия их существования, их влияние на формирование и развитие атмосферы, животного и растительного мира нашей планеты, участие в образовании горных пород — все эти и многие другие вопросы начали изучаться сравнительно недавно. Дальнейшие исследования, несомненно, помогут лучше понять роль водорослей в истории Земли и полнее использовать богатства, созданные этими интереснейшими организмами.

РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ ВОДОРОСЛЕЙ В СОВРЕМЕННЫХ ВОДОЕМАХ, ИХ БИОМАССА И ПРОДУКЦИЯ

Приспособленность водорослей к жизни при самых разнообразных внешних условиях обусловливает повсеместную их распространенность. В воде и на суше, в снегу, льдах и горячих источниках, по всему земному шару — от просторов Северного Ледовитого океана и его островов до тропиков и от тропиков до снегов и скал Антарктиды, от морских глубин до высоких гор — всюду мы находим водоросли. Микроскопические размеры и исключительная жизнестойкость их зачатков способствуют переносу их на большие расстояния. Морские течения разносят их по морям и океанам, реки — с одного участка континента на другой. Такую же роль выполняют и рыбы, особенно проходные, совершающие длинные пути для нереста: обнаружено, что некоторые планктонные водоросли нередко застревают у них в жабрах. Выброшенные из воды на берег и высохшие, подхваченные вместе с илом и пылью с поверхности скал и почвы, водоросли разносятся по воздуху ветром и птицами, звери переносят их с одного места водопоя на другое и т. д. Пути и способы распространения водорослей исключительно многообразны и полностью обеспечивают повсеместное их занесение.

Кроме приуроченности разных видов водорослей к тем или иным экологическим нишам, существуют определенные закономерности и в географическом их размещении по земному шару, связанные с общим комплексом внешних условий, меняющихся от географического положения. Эти закономерности особенно отчетливо прослеживаются на морских водорослях: планктонных — по всему водному пространству Мирового океана, бентосных — по побережью всех шести континентов и бесчисленных островов. Наиболее общим выражением их является распределение водорослей по широтным зонам: в теплых тропических морях, где условия более благоприятны, мы находим и большее количество видов; в холодных арктических морях флора водорослей по видовому составу значительно беднее. Существует так-

же ясная приуроченность отдельных видов и целых систематических групп водорослей к определенным географическим районам, позволившая разделить Мировой океан на флористические области и подобласти (см. цветную карту 3 в первом томе настоящего издания). Установлено, например, что в относительно холодных морях по количеству видов больше бурых водорослей (40—43% от общего состава флоры) и меньше зеленых (12—13%), а в теплых — наоборот (18 и 24%), тогда как количество видов красных водорослей изменяется в малых пределах (для холодных морей — 46%, для теплых — 58%). Вообще многие виды водорослей, особенно среди морских макрофитов, имеют вполне определенные области распространения, не встречаясь в других местах. Так, например, фукусы характерны для литорали северных морей, а крупный макроцистис свойствен побережью Тихого океана и т. п. Наряду с этим среди водорослей, особенно пресноводных, имеется много видов, встречающихся повсеместно.

Распространенные по всему земному шару, водоросли, несомненно, должны играть значительную роль в жизни природы. Однако, чтобы оценить долю их участия в жизненных процессах, протекающих на Земле, необходимо сначала установить, насколько велико их количество, т. е. насколько велика та живая органическая масса, обычно называемая биомассой, которую они в совокупности составляют. Ведь на первый взгляд водоросли малозаметны и роль их кажется незначительной, и только в исключительных случаях, как, например, в густых зарослях морских макрофитов или при «цветении» воды, вызываемом планктонными водорослями, они поражают своим изобилием. Произведенные подсчеты показывают, что в масштабах всей Земли роль водорослей в общем балансе живого вещества оказывается поистине огромной. Вот некоторые цифры.

Вполне понятно, что количество водорослей, а следовательно, и составляемая ими биомасса значительно колеблются в течение года и в разных водоемах, особенно в планктоне, более изменчивом в этом отношении, чем бентос. Если в 1 *см*³ воды содержится только 3 особи, что соответствует бедному фитопланктону, то и тогда в 1 *м*³ мы получим уже 3 млн. особей, так что трудно даже представить себе количество планктонных водорослей в сколько-нибудь значительном объеме воды.

Достаточно сказать, что даже в арктических морях, несмотря на, казалось бы, неблагоприятные температурные условия, весной в 1 *м*³ воды верхних слоев моря насчитывается от 20 до 30 млн. особей планктонных водорослей. Естественно, в небольших пресноводных хорошо прогреваемых водоемах развитие планктонных водорослей может быть еще более интенсивным, и мы уже указывали, что «цветение» воды в них в летнее время представляет собой обычное явление (рис. 277). Так, например, по наблюдениям на водохранилищах, при летнем «цветении» воды сине-зелеными водорослями в 1 *см*³ ее нередко содержится 1 млн. клеток, а это значит, что в 1 *м*³ уже 1000 млрд. клеток. В случаях особо сильного «цветения», как это наблюдалось, например, в каскаде днепровских водохранилищ, в прибрежной и мелководной зонах водоемов могут возникать скопления водорослей, подобные густой каше. «Цвести» могут не только пруды, озера и другие пресные водоемы, но и моря, преимущественно в бухтах и заливах, подчас на огромных пространствах. В разгар лета в Азовском и Балтийском морях вода «цветет» сине-зелеными водорослями, благодаря чему в штиль море производит впечатление темно-зеленого луга, а когда осенью в Азовском море вода «зацветает» диатомеями, море кажется тихим болотом с темно-коричневой водой и характерным болотным запахом.

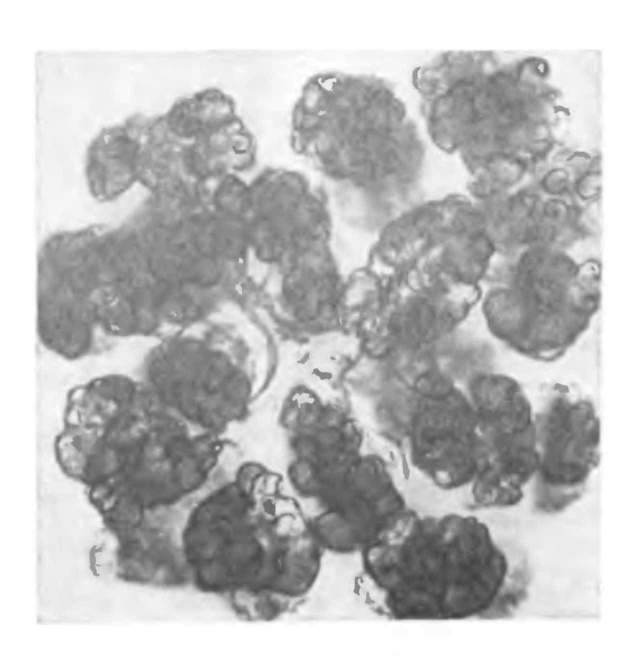


Рис. 277. Представитель протококковых водорослей Botryococcus braunii, нередко вызывающий «цветение» воды.

О способности водорослей создавать органическую массу можно судить по биомассе — количеству органического вещества в живых организмах на единицу поверхности или объема жизненной среды. Определения биомассы растительного планктона в различных водоемах показали, что в арктических морях она может

достигать 6—14 *г* на 1 $м^3$ воды, в Каспийском море в среднем равна 1—3 *г* на 1 $м^3$, а в предустьевой зоне достигает 100 и даже 140 *г* на 1 $м^3$ и, наконец, в Азовском море в летние месяцы может давать необычайную вспышку — до 270 *г* на 1 $м^3$. Для донных водорослей при определении на единицу площади было, например, найдено, что в Баренцевом море у Мурманского прибрежья заросли ламинарий дают от 4,5 до 15 *кг* сырой массы на 1 $м^2$, а в отдельных случаях — до 25—30 *кг* на 1 $м^2$, тогда как средняя биомасса фукусовых обычно составляет 8—10 *кг* на 1 $м^2$. Сходные цифры показывают заросли ламинарий в Белом и Японском морях, в Черном море биомасса бурой водоросли цистозейры только местами достигала 6—7 *кг*, в редких случаях — до 13 *кг*, в среднем же для разных участков зарослей составляла только около 3 *кг* на 1 $м^2$. В пресных водоемах биомасса донных водорослей обычно меньше и только в случаях массовых разрастаний кладофоры сухая масса может составлять около 300 *г* (приблизительно 3 *кг* сырой массы) на 1 $м^2$.

Не меньший интерес представляет и величина продукции водорослей за год, т. е. как бы урожай их, или количество органического вещества, производимого ими в водоемах в течение года. Ясно, что цифры биомассы не могут этого показать, так как водоросли все время нарождаются и отмирают, их поедают животные и т. п., а биомасса отражает лишь определенный момент. Годовую продукцию удобнее всего пересчитывать, по аналогии с урожаями наземных растений, на 1 *га* водной поверхности.

Годовая продукция планктонных водорослей в морях и пресных водоемах оказалась довольно близкой, тогда как продукция донных водорослей резко различной. Так, например, в богатом жизнью Баренцевом море годовая продукция растительного планктона (в сырой массе) определяется в 30—50 *т* на 1 *га*, а донных бурых водорослей (фукусовых) — в 120—231 *т* (в среднем 192 *т*) на 1 *га*. В Черном море продукция донных водорослей несколько ниже: в защищенных местах — 100—170 *т*, в открытом море — 77 *т* на 1 *га*. В одном из продуктивных пресных озер годовая продукция растительного планктона (в сырой массе) составляла 26,5 *т*, а донных растений (среди которых были, конечно, не только водоросли, но и цветковые) — 4,3 *т* на 1 *га*. Подобных примеров можно было бы привести еще немало, но уже из сказанного ясно, что водная толща дает богатый урожай водорослей, не уступающий, а подчас и превосходящий продуктивность суши.

Далее, чтобы представить себе масштабы участия водорослей в жизни природы, интересно посмотреть, какую биомассу может дать тот или иной водоем в целом или значительная его часть. В Черном море, в средней части треугольника между Севастополем, Одессой и устьем Дуная, на глубине 18—60 *м* располагается огромное «поле» не прикрепленной ко дну красной водоросли филлофоры, занимающее площадь около 11 тыс. $км^2$. Биомасса, образованная здесь только одним видом водоросли, составляет около 5,5 млн. *т*. Это скопление было обнаружено академиком С. А. З е р н о в ы м и получило название «Филлофорное поле Зернова». Другой пример — Саргассово море, которое представляет собой огромный овальный участок спокойной воды в северной половине Атлантического океана, ограниченный морскими течениями (от 23 до 35° с. ш. и от 30 до 68° з. д.). Здесь массами размножаются плавающие крупные водоросли, главным образом бурые из рода саргассум (Sargassum). В этом «море» площадью около 4,5 млн. $км^2$ масса водорослей, образованная в основном тремя видами, равна примерно 12—15 млн. *т*. В отличие от «Филлофорного поля Зернова», где море мелководно и водоросли находятся главным образом на дне, в Саргассовом море глубина огромна — от двух и более километров. Причем преобладает глубина 4—6 *км*, так что водоросли здесь плавают у поверхности. Однако эти два примера — исключение; во всех остальных морях донные водоросли сосредоточены на сравнительно неширокой прибрежной полосе, которая по площади, по имеющимся расчетам, ни в коем случае не превышает $^1/_{10}$ всей площади Мирового океана. Поэтому ясно, что в целом наибольшее количество органической массы в воде должны образовывать планктонные водоросли, особенно если учесть, что быстрота их размножения позволяет им давать в течение года продукцию, значительно превосходящую их биомассу в каждый данный момент. Все это хорошо иллюстрируется следующими цифрами, показывающими биомассу и продукцию водорослей по отдельным морям.

Биомасса растительного планктона Каспийского моря, считая на сырую массу, равна 3,5 млн. *т*, а продукция его за год составляет уже 1 млрд. *т*; биомасса донных водорослей равна приблизительно 3 млн. *т* при такой же величине их годовой продукции. В Черном море общая биомасса планктона (вместе с зоопланктоном, который, однако, зависит от фитопланктона и всегда значительно меньше его) измеряется в 12—18 млн. *т* при годовой продукции около 225 млн. *т*, а биомасса донных водорослей только у советских берегов составляет около 12 млн. *т*. Наконец, в Баренцевом море биомасса растительного планктона оценивается примерно в 120 млн. *т*, а годовая продукция его достигает 5,6 млрд. *т*, тогда как

биомасса и годовая продукция донных водорослей составляет всего несколько миллионов тонн.

Что же касается вневодных местообитаний, то биомасса водорослей на них, несомненно, значительно меньше, чем в воде, хотя у почвенных водорослей она все же достаточно ощутима (см. «Почвенные водоросли»).

Таким образом, как показывают приведенные примеры, общая масса водорослей в природе должна быть необычайно велика. Это становится особенно ясно, если представить себе все необозримое пространство воды на земном шаре, содержащее планктон. Известно, что суша занимает на Земле только 29, 2% ее поверхности, а остальные 70,8% приходятся на Мировой океан, что составляет 361 млн. *км*². К этому надо добавить еще озера, реки и другие внутренние водоемы, общая поверхность которых сейчас определяется примерно в 2 млн. *км*², а годовая продукция фитомассы — в 1 млрд. *т* (правда, здесь существенная доля приходится на высшие растения).

Какова же роль этой массы водорослей? Основное значение водорослей в жизни природы вытекает из их физиологических особенностей как зеленых растений: подобно высшим зеленым растениям на суше, водоросли в воде являются основными созидателями органического вещества. Правда, в воде имеются еще и другие автотрофы — хемосинтезирующие бактерии и высшие растения, но удельный вес их по сравнению с водорослями весьма незначителен. Таким образом, можно без преувеличения сказать, что весь остальной мир современных живых существ воды в той или иной мере обязан своим существованием водорослям, так как водоросли, благодаря содержанию в них хлорофилла, способны созидать органические вещества своего тела из неорганических веществ окружающей их воды. Следовательно, они являются производителями (продуцентами) в воде той первопищи, которой в дальнейшем пользуются все остальные лишенные хлорофилла водные организмы (консументы), или непосредственно заглатывая водоросли и образовавшийся из них детрит, или впитывая органические вещества, получившиеся от их разложения, или, наконец, поглощая животных, питающихся водорослями.

Однако соотношение продуцентов и консументов в разных районах земного шара далеко не одинаково, и в этом отношении водная оболочка Земли существенно отличается от суши. По недавним подсчетам В. Г. Богорова, биомасса (в сырой массе) фитопланктона в Мировом океане равна 1,5 млрд. *т*, а его продукция за год — 550 млрд. *т*, т. е. продукция превышает здесь биомассу в 366 раз. Это означает, что масса планктонных водорослей, отличающихся способностью к интенсивному размножению, возрождается примерно каждые сутки. Иное наблюдается для фитобентоса Мирового океана, биомасса и продукция которого определены одинаковыми величинами в 0,2 млрд. *т*. При сопоставлении этих данных с соответствующими цифрами биомассы и продукции консументов, т. е. зоопланктона, зообентоса и крупных водных животных, получается следующая суммарная картина для Мирового океана:

Таблица II

Группы организмов	Биомасса (млрд. *т*)	Продукция за год (млрд. *т*)
Водоросли	1,7	550,2
Животные	32,5	56,2

Таким образом, в океане биомасса животных превышает растительную биомассу почти в 20 раз, что обеспечивается огромной продуктивностью фитопланктона, годовая продукция которого больше годовой продукции животных в 10 раз.

Огромное значение имеет также то обстоятельство, что водоросли в процессе фотосинтеза выделяют свободный кислород, необходимый для дыхания водных организмов, как животных, так и растительных. В настоящее время считают, что весь свободный кислород Земли является продуктом деятельности зеленых хлорофиллоносных растений. А в воде, содержащей кислород, быстрее завершаются процессы минерализации органических веществ. Было установлено, например, что в Черном, Каспийском и Азовском морях в летнее время, при наличии аэробных условий, полный бактериальный распад планктонных организмов (растительных и животных) заканчивается примерно в 20 дней, тогда как в северных морях это происходит в 3—4 раза медленнее. Так осуществляется круговорот веществ в воде, и без участия водорослей он был бы немыслим.

Но и в масштабах всего земного шара доля водорослей в создании живого вещества также весьма значительна (не говоря об их огромной исторической роли, о чем сказано выше). Правда, до недавнего времени их значение несколько преувеличивали. Так, считали, что водорослям и другим растениям, населяющим водную оболочку Земли, принадлежит до 80% всех органических веществ, ежегодно создающихся на всей нашей планете. Однако после многочисленных исследований растительной биомассы, образующейся на суше, и обстоя-

тельных подсчетов выяснилась следующая картина. Если все данные брать в сухой массе, то суммарные запасы растительной биомассы суши следует определять в 2402,5 млрд. *т*, а в Мировом океане — в 0,17 млрд. *т*. Иными словами, сухая масса всех водорослей в Мировом океане в каждый данный момент в 15 000 раз меньше суммарного запаса сухой фитомассы суши. Однако темпы воспроизводства фитомассы на суше и в воде сглаживают указанную разницу: продукция фитомассы на суше составляет около 7% от ее запаса и суммарно выражается в 171,54 млрд. *т* сухого вещества в год, а в Мировом океане она составляет более 30 000% от ее запаса и равна 47—72 млрд. *т*, т. е. всего лишь в 3 раза меньше.

Эти материалы позволили оценить годовую первичную продукцию, создаваемую зелеными растениями на всем земном шаре в целом, в 232,54 млрд. *т* сухого органического вещества, из которых на долю наземных растительных сообществ приходится около 74%. Таким образом, водоросли в Мировом океане ежегодно создают чуть более $^1/_4$ всех органических веществ планеты. «Урожайность» водорослей в Мировом океане оценивается, по новейшим данным, в 1,3—2,0 *т* сухого вещества на 1 *га* поверхности воды за год.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВОДОРОСЛЕЙ

Повсеместное распространение водорослей в природе и обильное, а подчас и массовое развитие их в водоемах разного типа, на наземных субстратах и в почве определяют огромное значение этих растений как в повседневной жизни человека, так и в его хозяйственной деятельности. И все же имеющиеся возможности практического использования водорослей далеко еще не исчерпаны, а методы управления их жизнью только намечаются.

Взаимоотношения «водоросли — человек» очень многогранны и подчас совершенно неожиданны. Казалось бы, что может быть общего между водорослями и текстильной промышленностью, кондитерским делом и изготовлением бумаги? Однако некоторые вещества, получаемые из морских водорослей, имеют здесь прямое приложение. Разве можно было предполагать хоть какую-нибудь связь между пресноводными водорослями и космическими полетами? Однако выясняется, что дальние рейсы космических кораблей будут, по-видимому, невозможны без участия этих мельчайших зеленых аккумуляторов солнечной энергии. И многое, многое другое. Сложность этих взаимоотношений усугубляется еще и тем, что одни водоросли могут приносить человеку пользу, другие — вред, а нередко одни и те же проявления их жизнедеятельности в одних условиях оказываются полезными, в других — вредными. Кроме того, влияние водорослей проявляется не однозначно, а несколькими, в основном двумя, путями —косвенным и прямым, которые, впрочем, нередко переходят друг в друга. Косвенное влияние выражается в том, что на хозяйстве отражаются те естественные процессы, которые вызывают водоросли в природе; человек, учитывая эти процессы, пытается активным вмешательством в природу увеличить их положительное или уменьшить их отрицательное значение. Прямой путь — это путь непосредственного использования водорослей как растительных продуктов или как сырья для получения различных содержащихся в них веществ, ценных для человека. Применительно к водорослям континентальных водоемов преобладает косвенный путь, морские водоросли предоставляют широкие возможности прямого использования.

Практическое значение водорослей косвенного характера в наибольшей мере проявляется в рыбном, сельском и коммунальном хозяйствах, а также при эксплуатации водного транспорта и гидротехнических сооружений, отчасти в медицине, тогда как прямое использование их наиболее весомо в качестве пищевого продукта и сырья для ряда отраслей промышленности. Первое из этих направлений отражено при описании разных групп водорослей, об основных вехах второго направления речь пойдет здесь.

С древнейшего времени, уходящего своими корнями, вероятно, к первым поселениям человека на морском побережье, морские водоросли используют в пищу и как корм для домашних животных. По берегам морей и океанов их употребляют почти всюду, но особенно широко в Японии, где они являются настоящим национальным кушаньем. В европейских странах преобладает кормовое использование морских водорослей. У нас в СССР морские водоросли употребляет в пищу население главным образом дальневосточного побережья и Камчатки, в меньшей степени — жители берегов Мурмана и Белого моря и совсем не едят их на Черном море.

Употреблять в пищу можно, по-видимому, почти все водоросли, так как ядовитых форм среди них нет, не годятся лишь слишком грубые или невкусные. Так, например, на Сандвичевых островах из 115 имеющихся видов местное население употребляет в пищу около 60.

Конечно, многое зависит от привычки, способа приготовления и индивидуальных склонностей, но даже и на вкус очень придирчивого человека при соответствующей обработке съедобны весьма многие водоросли. Они служат или непосредственно как продукт питания, или для приготовления различных острых приправ и гарниров.

Наибольшей известностью пользуется у нас так называемая морская капуста. Это главным образом ламинария и близкие к ней виды бурых водорослей, например алария и ундария (табл. 39, *1—3*). Продукты, получаемые из ламинариевых, известны в Японии под названием «комбу»; для их приготовления применяют не менее 12 способов. Собранную морскую капусту высушивают на берегу, затем режут на ленты и складывают в пачки. Из морской капусты и комбу приготовляют самые разнообразные кушанья, чаще всего употребляя вместо обыкновенной капусты в супах, с мясом, рыбой, рисом и т. п. Употребляют ее и в кондитерских изделиях — засахаренную, в пастиле, конфетах и т. д.

Широко известны и высоко ценятся за нежность и вкус некоторые красные водоросли из рода порфира (табл. 20, *1*), известные у нас под названием красного морского салата, а в Японии в зависимости от сорта их называют «аманори», «азакузанори», «хошинори» и т. д. Эти водоросли или едят в сыром виде, приготовляя различные салаты, или варят с мясом, рисом и другими продуктами. Аналогичное применение, особенно в сыром виде в качестве салата, имеет и зеленая водоросль ульва (табл. 31, *6*), называемая зеленым морским салатом, а также красная родимения (табл. 21, *4*).

Многие из водорослей перерабатывают сначала в муку, которую затем употребляют для разнообразных печений и других блюд. Из продуктов, выпускаемых нашей пищевой промышленностью, наибольшее распространение по всей стране получили консервы из морской капусты с овощами и пастила «Зефир» с примесью этой же водоросли.

Химический анализ наиболее известных представителей пищевых водорослей показывает, что в них больше всего углеводов, тогда как белков много только у красного морского салата, а содержание жиров всюду крайне незначительно. Что же касается усвоения всех этих веществ человеком при питании водорослями, то имеются данные, что жиры и углеводы усваиваются в пределах обычной нормы, а усвоение белков колеблется в пределах от 31,7 до 80%, равняясь в среднем 61,1%. Таким образом, морские водоросли вполне питательный продукт. Считают, что усвоение, например, морской капусты не уступает усвоению обычной капусты, перед которой она имеет ряд преимуществ. Однако особую ценность водорослевой пище придает то, что, кроме общей питательности, она богата витаминами и обладает рядом диетических и лечебных свойств.

Так, в морских водорослях точно доказано наличие витаминов A, B_1, B_2, B_{12}, C и D. Особенно богата витаминами красная водоросль порфира, высокоценимая как пищевой продукт. Витамина B_1, отсутствие которого в пище вызывает у человека болезнь бери-бери, в порфире оказалось лишь вдвое меньше, чем в высоковитаминозных пивных дрожжах, фактора роста — витамина B_2 — обнаружено в ней вдвое больше, чем в капусте и моркови, а антицинготного витамина C в ней столько же, сколько в лимоне. Большое значение имеет также содержание в морских водорослях иода, брома, мышьяка и некоторых других веществ. Наибольшей известностью как лечебное и профилактическое средство пользуется морская капуста, применяемая против некоторых желудочно-кишечных расстройств, явлений склероза, зоба, рахита и ряда других заболеваний. Ее продают в аптеках в виде сухой крошки, получаемой путем измельчения слоевищ водоросли.

В отличие от морских пресноводные и наземные водоросли мало употребляют в пищу. Очевидно, в данном случае пищевое значение могут иметь лишь те водоросли, которые образуют крупные колонии или скапливаются большими компактными массами. Так, считаются съедобными три вида сине-зеленых водорослей из рода носток, образующие слизистые колонии: носток сливообразный (Nostoc pruniforme, табл. 3, *9*), шаровидные или эллипсоидные хрящевато-слизистые колонии которого размером до куриного яйца нередко скапливаются в массе на дне небольших водоемов; затем повсеместно распространенный носток обыкновенный (N. commune, рис. 54, *1*), образующий крупные пластинчатые слизистые слоевища на влажной почве, и носток войлочный (N. flagelliforme), широко распространенный в Северном Китае, где он обитает на бесплодных почвах и в сухом состоянии имеет вид войлочных дерновин из тонких темных нитей, становящихся слизистыми при увлажнении. Для Японии был описан случай образования на склонах некоторых вулканов мощных пластов студенистой органической массы, состоящей преимущественно из колонии одноклеточных сине-зеленых водорослей; местное население называет эти скопления «ячменный хлеб тенгу» (тенгу, по поверью, добрый горный дух) и с давних времен употребляет их в пищу. Советские ботаники, посетившие в конце 50-х годов районы Южного Китая, обнаружили продававшиеся на

рынке сухие волокнистые бледно-зеленые лепешки, состоящие из нитчатых зеленых (зигнемовых) водорослей: как выяснилось, их едят поджаренными на растительном масле. Наконец, в самые последние годы в научной литературе получил широкую известность один вид сине-зеленой нитчатой водоросли спирулины (Spirulina platensis), образующий скопления в озере Чад (Южная Африка); местное население издавна употребляет его в пищу. В настоящее время эта водоросль стала одним из популярных объектов массового культивирования в различных, в том числе и пищевых, целях.

Промышленное использование морских водорослей по сравнению с пресноводными также имеет значительно большие масштабы и более давнюю историю. В настоящее время под термином «водорослевая промышленность» разумеют промышленную переработку именно морских водорослей. Из них получают как различные органические соединения, так и минеральные вещества.

Одним из наиболее известных промышленных продуктов водорослевого происхождения является агар, или кантен, представляющий собой слизистое вещество, извлекаемое из морских водорослей путем их выварки. Все морские водоросли в той или иной мере отличаются слизистостью слоевищ. Если их подвергнуть выварке, то слизь переходит в раствор, застывающий при охлаждении в плотный студень белого или желтоватого цвета (в зависимости от очистки). Его высушивают и выпускают в продажу в виде лент, плиток, кубиков и порошка. Сухой агар в кипящей воде снова легко переходит в раствор, и даже 20 *г* его на литр воды дают довольно плотный студень.

Агар представляет собой не одно определенное вещество — это смесь веществ, более всего углеводов, состав которой зависит от того, из каких водорослей и как ее получают. Наилучшие сорта агара дают некоторые красные водоросли — гелидиум (табл. 39, *4*), грацилярия и некоторые другие. В СССР агар получают из красной водоросли анфельции (Ahnfeltia plicata, табл. 39, *5*), в больших количествах произрастающей в Белом море и в дальневосточных морях, и близкий к нему агароид, получаемый из красной водоросли филлофоры (Phyllophora nervosa, табл. 39, *6*), запасы которой в Черном море неисчерпаемы.

Применение агара разнообразно. В больших количествах его используют в пищевой промышленности при изготовлении мармелада, пастилы, мороженого, сыра и других, преимущественно кондитерских, изделий. Агар добавляют в хлеб, это повышает его качество, и он не так быстро черствеет. В бумажной промышленности его применяют для придания бумаге плотности и глянца, с той же целью его используют в текстильной промышленности при аппретуре, т. е. отделке тканей, и в ряде других отраслей. Наконец, в громадных количествах агар используют в научно-исследовательской работе в качестве твердой среды (после пропитывания питательными солями) для культивирования микроорганизмов. При сходной, но более грубой обработке из водорослей получают клей, который находит применение как в текстильном, так и строительном деле. Прибавление клея к цементу, штукатурке и прочим строительным материалам увеличивает их крепость и водонепроницаемость.

Однако наибольшую ценность из всех органических веществ, получаемых из морских водорослей, представляют так называемый альгин, или альгиновая кислота, и ее соли — альгинаты. В чистом виде они обладают большой клеющей силой, в 37 раз превосходящей гуммиарабик и в 14 раз крахмал. Это делает альгин особо ценным для аппретуры тканей и бумаги и для целого ряда других производств, где требуется сильный клей.

Морские водоросли долгое время служили сырьем для получения одного из ценных неорганических веществ — иода (позднее были найдены более дешевые способы извлечения его из воды некоторых минеральных источников и соляных залежей). Сравнительно недавно их стали применять для получения и других элементов, главным образом калия и натрия. Все эти вещества входят в состав золы, количество которой в морских водорослях весьма велико — от 15 до 45, а у некоторых форм и до 53% от абсолютно сухого веса слоевищ. Доказано, что содержание солей калия в золе водорослей доходит до 35%.

Очевидно, при одностороннем использовании морских водорослей происходят большие потери этого ценного сырья. При сжигании на золу пропадают все органические вещества, при выработке только органических веществ пропадают все зольные элементы. Поэтому уже давно стремятся выработать методы комплексной переработки водорослей, которые позволили бы получить из одной и той же порции водорослей максимальное количество продуктов. Имеющийся в этом направлении опыт показывает, что, кроме ранее перечисленных веществ, из морских водорослей действительно можно получить ряд высокоценных продуктов — спирт, уксусную, молочную и другие органические кислоты, маннит, ацетон, эфиры и т. д.

Возможности промышленного использования водорослей континентальных водоемов по сравнению с морскими водорослями значительно более ограничены, и имеющиеся в этом направлении попытки еще не вышли за рамки лабора-

торных изысканий или отдельных производственных задач, не получивших широкого развития. Наибольшее внимание как высококачественное сырье для производства бумажной массы издавна привлекали огромные запасы нитчатых водорослей кладофоры и ризоклониума в многочисленных озерах Западной Сибири и северных районов Казахстана. Оболочка клеток этих водорослей представляет собой почти чистую клетчатку. В одних только озерах Барабинской и Кулундинской степей общей площадью в несколько десятков тысяч квадратных километров ежегодный урожай этих нитчаток составляет не менее 100 000 *т*, что может дать товарный сбор в пределах 50 000 *т*. Производственные опыты оказались весьма удачными: из этих водорослей были получены различные сорта беловой бумаги, в смеси с макулатурой — оберточной и обойной бумаги, а при специальной обработке также картон и строительные материалы разного типа. Однако добиться рентабельности этого производства пока не удалось.

В последнее время на Украине начались исследования по практическому применению массы микроскопических планктонных синезеленых водорослей, накапливающейся в водохранилищах в периоды летнего «цветения» воды — явления, ставшего в годы жаркого лета подлинным бичом наших южных искусственных водоемов. Исследования показали принципиальную возможность использования этой массы как в сельском хозяйстве в качестве органического удобрения под некоторые культуры и кормовой добавки в пищевом рационе домашних животных, так и в промышленности для получения некоторых ценных химических веществ. Однако серьезным препятствием на этом пути служит сезонность «цветения» воды, непостоянство этого явления и его зависимость от погодных условий каждого отдельного лета. Поэтому действительно широкий размах получает сейчас другое направление в практическом использовании микроскопических водорослей, основанное на возможности управлять процессом,— искусственное культивирование их в производственных целях. Исходным объектом такого культивирования послужила одноклеточная водоросль хлорелла, но к настоящему времени в круг подобных объектов вовлечены не только другие зеленые, но и сине-зеленые и диатомовые водоросли. Это направление, постепенно становящееся особой отраслью микробиологической промышленности, чрезвычайно интересно и значительно.

МАССОВОЕ КУЛЬТИВИРОВАНИЕ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ВОДОРОСЛЕЙ

Человек издавна ищет в природе и вводит в хозяйственную сферу новые виды растений и животных. И если сейчас, с одной стороны, выведены новые формы и сорта растений и возникло понятие «культурные растения», а с другой — развита целая отрасль промышленности — техническая микробиология, использующая для получения ценных веществ деятельность бактерий и микроскопических грибов, то громадный мир микроскопических водорослей, особенно одноклеточных, до недавнего времени оставался вне сферы практической деятельности людей.

Несмотря на широкую распространенность микроскопических водорослей в природе и громадное значение их в общем балансе фотосинтетической продукции на Земле, несмотря также на то, что первый опыт по выращиванию этих организмов в искусственной среде относится к 1871 г. (А. С. Фаминцин), а получение первых бактериологически чистых культур их к 1890 г. (Бейеринк), исследователи лишь в 40-е годы нашего столетия обратились к вопросам искусственного культивирования фотоавтотрофных микроскопических водорослей в связи с различными аспектами практического их использования.

Одним из реальных методов использования микроскопических водорослей в производственной деятельности человека является их массовая культура. Начало этому положили одноклеточные зеленые водоросли, которые привлекли к себе внимание как объекты для промышленного культивирования в силу высокой степени изученности и благодаря ряду ценных биологических и физиологических свойств. После накопления большого опыта стали культивировать и другие водоросли.

ОСОБЕННОСТИ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ВОДОРОСЛЕЙ КАК ОБЪЕКТОВ МАССОВОГО КУЛЬТИВИРОВАНИЯ

Микроскопические водоросли давно стали объектом разносторонних исследований. Благодаря малым размерам, относительной простоте морфологической организации и способов размножения эти водоросли сравнительно легко поддерживать в лаборатории обычными микробиологическими методами в виде культур на искусственных минеральных или органических, жидких или твердых (агаризованных) питательных средах, на свету или

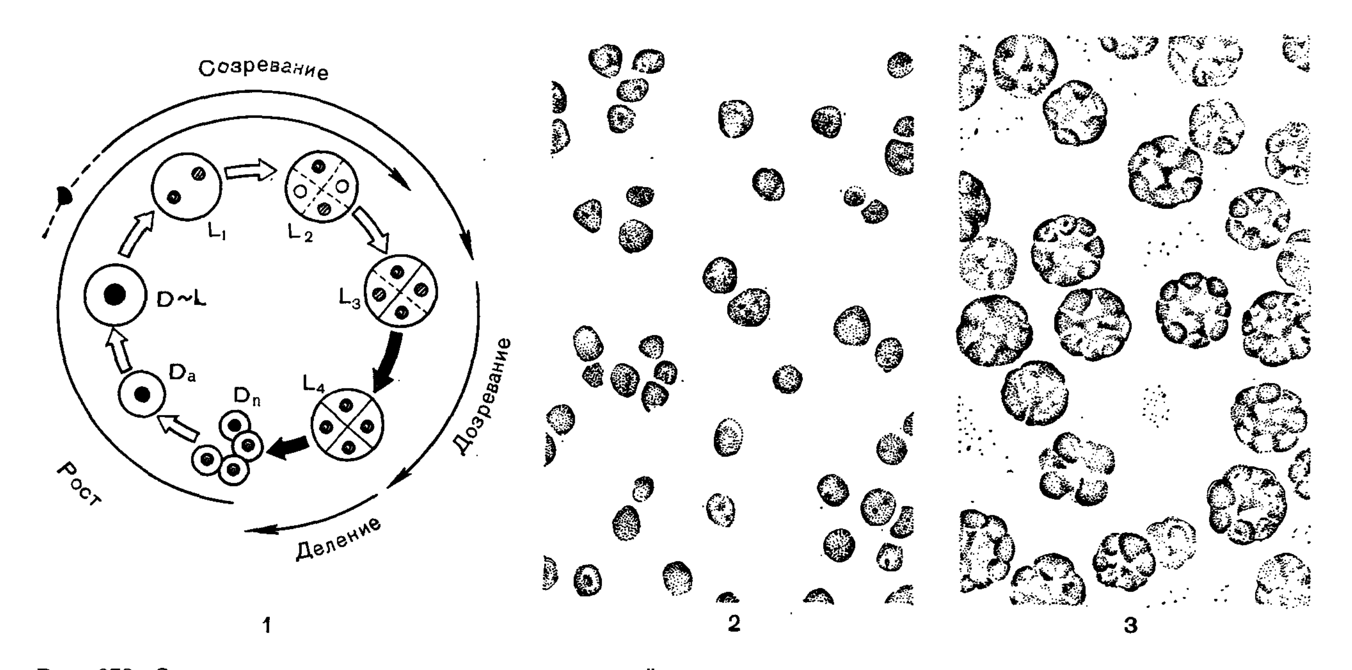


Рис. 278. Схема клеточного цикла и рост синхронной культуры хлореллы:

1 — жизненный цикл клетки, *D*, *L* — различные стадии развития клетки; *2* — молодые клетки хлореллы через 2—3 часа после выхода автоспор; *3* — делящиеся клетки со сформировавшимися автоспорами.

в темноте. Твердые среды используют преимущественно для сохранения водорослей (коллекции), а изучение их физиологических и биохимических свойств проводят главным образом на жидких питательных средах.

Из микроскопических водорослей в первую очередь стали применять при массовом культивировании одноклеточные протококковые водоросли (отдел Chlorophyta), в частности хлореллу и сценедесмус. Размножение этих форм упрощено до предела. У них полностью отсутствует половое размножение и рост культуры идет за счет формирования в материнской клетке дочерних автоспор, которых может быть в норме 2, 4, 8, 16, 32 (известно образование до 64 автоспор) в зависимости от штамма и условий культивирования. После окончания деления автоспоры выходят из клетки путем разрыва оболочки; молодые клетки, интенсивно фотосинтезируя, растут до стадии созревания, и весь цикл повторяется сначала (рис. 278, *1*). В определенные периоды развития по циклу клетки нуждаются в свете, а в другие развитие может проходить в темноте. Эта особенность облегчает получение синхронных культур водорослей, т. е. культур, у которых все клетки находятся на одной и той же стадии развития (рис. 278, *2*, *3*).

Синхронные культуры представляют интерес для исследования онтогенеза фотосинтезирующих клеток. Такие культуры могут быть перспективны, по мнению ряда исследователей, при массовом выращивании водорослей.

Как видно из характера деления клеток, при отсутствии ограничивающих факторов рост числа клеток идет в геометрической прогрессии, в соответствии с уравнением

$$kN = \frac{dN}{dt},$$

где k — удельный коэффициент размножения, N — исходное число клеток, dN — прирост числа клеток за время dt.

Однако в обычной накопительной культуре по мере увеличения числа клеток и изменения условий (истощение питательной среды, самозатенение клеток, накопление прижизненных выделений) происходит замедление темпа деления и накопления биомассы. В таких культурах рост описывается, как и у бактериальных культур, S-образной кривой и может быть разделен на несколько стадий: 1) лаг-фазу, 2) фазу логарифмического, или экспоненциального, роста, 3) фазу линейного роста, 4) плато. Длительность лаг-фазы зависит от предыстории культуры, период экспоненциального роста у культур водорослей короткий, и чем быстрее происходит нарастание числа клеток, тем быстрее наступает самозатенение культуры, тем короче период экспоненциального роста. Линейная стадия роста культуры у водорослей наиболее длительная.

Поскольку фотосинтезирующие организмы, в отличие от гетеротрофных, нуждаются в лучистой энергии света, проникновение и распределение его в суспензии является существенным фактором обеспечения интенсивного фотосинтеза. В связи с этим немаловажным свойством культур микроскопических водорослей является гомогенность суспензии. Разница в величине дочерних и материнских клеток благодаря микроскопическим размерам не оказывает существенного влияния на светораспределение в суспензии, и с некоторым приближением суспензии микроскопических водорослей можно рассматривать как окрашенный раствор, поглощение и распределение света в котором подчиняются известному закону Бугера—Ламберта—Бера, т. е. находятся в логарифмической зависимости от концентрации клеток. Последнее облегчает расчеты световых полей внутри популяций микроводорослей, исходя из оптических свойств суспензий и особенностей световых кривых фотосинтеза клеток различных культур водорослей.

Как все зеленые растения, водоросли синтезируют из CO_2 и воды в процессе фотосинтеза ценные органические вещества, такие, как белки, жиры, углеводы, витамины и другие физиологически активные соединения.

Протококковые водоросли первоначально привлекли к себе внимание благодаря высокому содержанию белка — 50—60% от сухой биомассы. В белке хлореллы имеются все незаменимые аминокислоты, по качеству его можно сравнить с белком пивных дрожжей, соевой и арахисовой муки. Его признают равноценным белку сухого молока.

В среднем в сухой биомассе хлореллы содержится 10—20% углеводов. Значительную часть их составляет крахмал, хотя у некоторых представителей, даже в пределах рода Chlorella, углеводы могут быть представлены преимущественно гемицеллюлозами. Липиды составляют 20—30% и отличаются значительным содержанием ненасыщенных жирных кислот. Соотношение жирных кислот у хлореллы сходно с соотношением, которое характерно для большинства растительных масел.

Биомасса протококковых водорослей (хлореллы, сценедесмуса) содержит богатый набор витаминов, количество которых здесь выше, чем у большинства растительных культур. Привлекает внимание также высокое содержание каротина в культурах хлореллы и сценедесмуса, однако его особенно много у дюналиеллы, относящейся к вольвоксовым.

Химический состав интенсивно размножающихся культур хлореллы достаточно стабилен. Вместе с тем обращает на себя внимание чрезвычайно высокая пластичность метаболизма хлореллы и ее способность радикально менять направленность биосинтеза в зависимости от условий культивирования и при различных воздействиях. Давно было показано для некоторых культур хлореллы, что в условиях азотного голодания в клетках может накапливаться до 85% липидов. На этом основании считали, что хлорелла имеет белково-липидную направленность метаболизма. Однако за последнее десятилетие при обследовании различных штаммов хлореллы было показано, что многие культуры обладают в тех же условиях, напротив, белково-углеводной направленностью метаболизма и могут синтезировать до 60% углеводов. У одних культур синтезируется преимущественно крахмал (до 45% от суммы углеводов), у других — гемицеллюлозы.

Таким образом, клетки хлореллы в зависимости от их генетических свойств и применяемых воздействий могут быть превращены в системы, направленно синтезирующие белки, углеводы или жиры, что открывает принципиальные возможности управления не только интенсивностью, но и качественной стороной биосинтеза у микроводорослей.

Первые попытки массового культивирования одноклеточных водорослей относятся к 40-м годам. Первоначально проводили исследования по использованию клеток культивируемых водорослей в качестве корма для молоди рыб; затем очень быстро эти водоросли стали рассматривать как возможный источник различных веществ, в том числе и пищевых.

В настоящее время одноклеточные и некоторые другие микроскопические фотоавтотрофные водоросли широко изучаются не только в СССР, но и в США, Японии, ФРГ, Франции, Италии, Швеции, Бельгии, Чехословакии, Болгарии и других странах в связи со следующими аспектами их применения: 1) сельское хозяйство — дополнительный источник белка, витаминов; 2) очистка сточных вод и биосферы; 3) проблема освоения космоса — как звено в замкнутых экологических системах, способное обеспечить биологическую регенерацию воздуха и воспроизводство пищи; 4) получение ценных метаболитов и веществ для медицинской и микробиологической промышленности, а также для получения меченых препаратов; 5) биологическая фиксация атмосферного азота; 6) использование в научно-исследовательских работах в связи с изучением фундаментальных вопросов биологического саморегулирования и биосинтеза фотосинтезирующих организмов.

Для решения этих проблем разрабатываются способы культивирования водорослей двух типов — массовая культура под открытым небом и интенсивное культивирование в замкнутых аппаратах в полностью контролируемых усло-

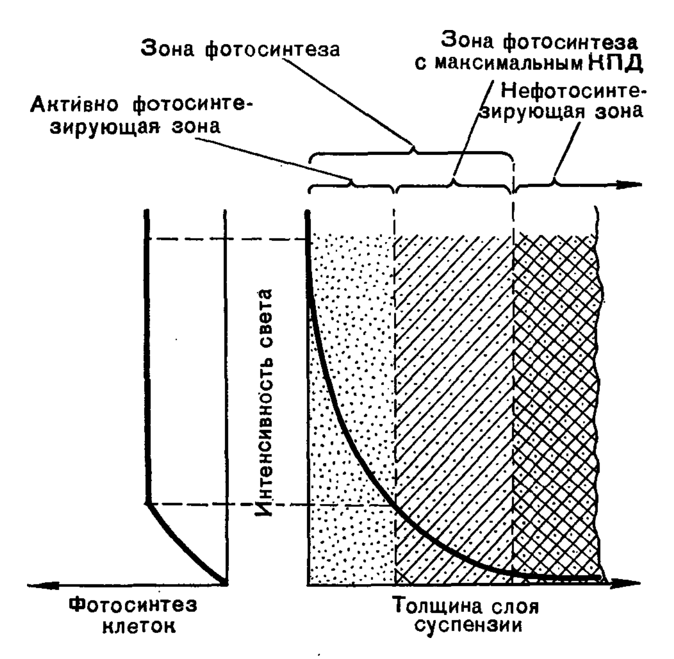


Рис. 279. Оптическая и функциональная структура культуры водорослей как фотосинтезирующей системы:
справа — распределение света, слева — интенсивность фотосинтеза отдельной клетки в популяции микроводорослей.

виях по типу современных микробиологических производств. В обоих случаях задача заключается в получении максимальных выходов биомассы, что требует изучения путей оптимизации роста и фотосинтетической продуктивности культур микроводорослей.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КУЛЬТУР МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ВОДОРОСЛЕЙ КАК ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ СИСТЕМ

Культуры микроскопических водорослей являются целостными фотосинтезирующими системами. Для получения высокой фотосинтетической продуктивности необходимо знание физиологических особенностей этих систем, а не только физиологии отдельной клетки.

Как бы ни различались современные методы культивирования водорослей, все они основаны на снабжении клеток достаточным количеством света, углекислоты и других питательных веществ.

Исследование функциональной зависимости продуктивности культур микроводорослей от напряженности и сочетания значимых факторов — необходимая предпосылка для разработки физиологически обоснованных режимов их культивирования и принципов интенсификации их продуктивности.

Как следует из приведенного на стр. 368 уравнения, при выращивании в условиях экспоненциального роста, но при низкой плотности суспензии можно получить высокий коэффициент размножения культуры, однако это еще не значит, что будет получен высокий суммарный урожай. Такая культура хороша для изучения потенциальных свойств клетки, но недостаточна для использования при массовом культивировании. В реальных условиях культивирования суммарная фотосинтетическая продуктивность водорослей тем выше, чем при более высокой плотности суспензии сохраняется высокая скорость размножения. И далеко не всегда результаты, полученные при исследовании разбавленных суспензий (что может быть приравнено к изучению отдельной клетки), могут быть перенесены на культуры высокой плотности. Например, впервые полученная в 1953 г. термофильная форма хлореллы (С о р о к и н и М а й е р с) прославилась еще и тем, что для нее в определенных условиях света и температуры в суспензии с низкой плотностью клеток было найдено тысячекратное увеличение числа клеток в сутки (10 удвоений). Следовательно, если создать этой культуре оптимальные условия экспоненциального роста при плотности хотя бы 50 млн. клеток в 1 *мл*, то 1 *л* такой культуры мог бы обеспечить урожай в 500 *г/л* в сутки и это была бы высокоинтенсивная культура водорослей, размножающаяся с максимальной скоростью и дающая высокие урожаи за максимально короткий срок. Однако организация такого рода культивирования практически трудноосуществима, так как уже при четвертом удвоении плотность культуры поднимается до 800 млн. в 1 *мл* и, естественно, при этом резко меняются все условия культивирования. Для правильного освещения суспензии этот литр культуры требовалось бы распределить очень тонким слоем по большой поверхности, в результате чего конструкция установки стала бы чрезвычайно сложной и громоздкой. Таким образом, для правильной организации культивирования водорослей с высокой фотосинтетической продуктивностью необходимо изучение действия хотя бы основных факторов (свет, температура, концентрация CO_2 и т. д.) на фотосинтезирующие системы высокой плотности.

В отличие от популяций гетеротрофных организмов, где каждому из факторов, определяющих продуктивность культуры, обеспечен одинаковый доступ ко всем индивидам в любой рассматриваемый момент времени, в популяции автотрофных клеток исключение составляет световой фактор, который в силу оптических свойств культуры как сильно поглощающей свет среды достаточно быстро становится огра-

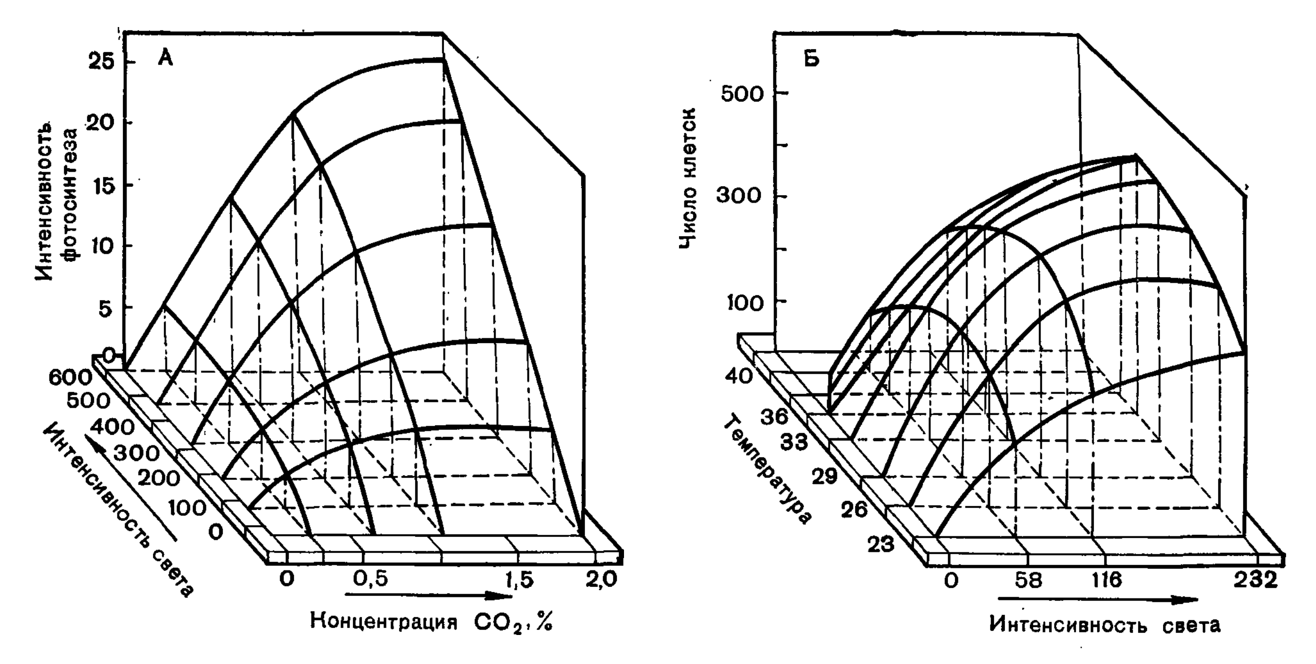


Рис. 280. Зависимость интенсивности фотосинтеза (*А*) и скорости роста (*Б*) культуры хлореллы от интенсивности света, концентрации углекислоты, температуры и от сопряженного их влияния (интенсивность света — в тыс. *эрг/см*^{2} в *сек*, интенсивность фотосинтеза — в *л* O_2 с 1 *л* суспензии в сутки, число клеток — в млн. на 1 *мл* суспензии).

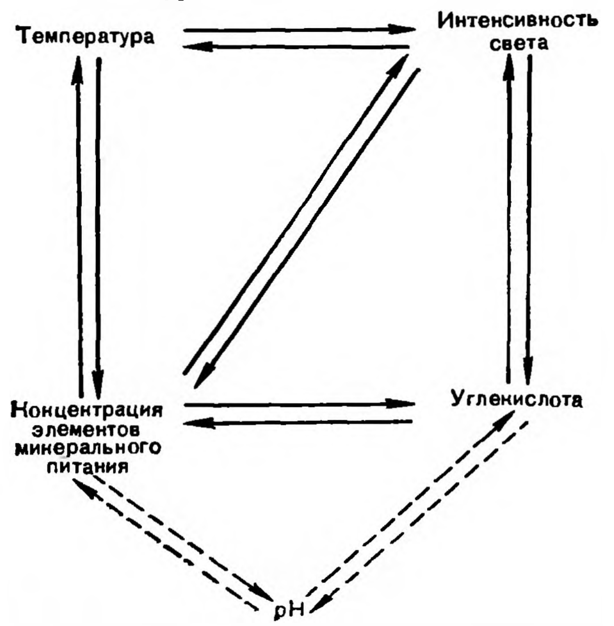
ничивающим. Кратковременность экспоненциальной фазы роста в интенсивно растущих культурах и выход на линейную стадию роста объясняется быстрым формированием полностью поглощающего свет слоя, численность клеток в котором при заданной интенсивности света остается величиной постоянной, несмотря на увеличение плотности по мере роста всей популяции. Формирование такого слоя определяет достаточно резкий переход от процесса возрастания интенсивности фотосинтеза по мере роста культуры к его стационарному состоянию (и постоянству прироста числа клеток и биомассы в единицу времени), несмотря на продолжающееся суммарное увеличение числа клеток. При этом плотность культуры, при которой происходит указанный переход, различна в реакторах с разной толщиной слоя суспензии, однако поверхностная концентрация клеток в момент этого перехода остается величиной постоянной.

В плотной, вышедшей на линейную фазу роста культуре суммарная фотосинтетическая продуктивность суспензии определяется в каждый элементарный отрезок времени работой только тех клеток, которые находятся в зоне облучения (рис. 279). При этом часть клеток в зоне облучения осуществляет фотосинтез на линейном участке, а часть — на плато световой кривой фотосинтеза отдельной клетки. Остальные клетки (вне «зоны фотосинтеза») в принципе являются балластными и не дают вклад в общий фотосинтез популяции, поскольку длительность световых реакций фотосинтеза порядка 10^{-3} *сек* существенно короче периода миграции клеток между просвечиваемыми и непросвечиваемыми зонами суспензии, что достигается за счет перемешивания культуры.

Описанные закономерности положены в основу ряда разработанных в настоящее время математических моделей фотосинтетической продуктивности микроводорослей и используются при конструкторской разработке технологии, реакторов и управляющей аппаратуры для высокоинтенсивного культивирования этих организмов.

Углекислота может вводиться в автотрофно выращиваемые культуры водорослей различными методами. Наиболее распространенный способ — это подача углекислоты в виде газовоздушной смеси, осуществляющей, помимо снабжения водорослей источником углерода, функцию перемешивания культуры. Найденные применительно к условиям высокоинтенсивного культивирования хлореллы насыщающие и полунасыщающие концентрации CO_2 (рис. 280) оказались более высокими, чем описаны в литературе для разбавленных суспензий, но не превышающими значений 1,6—1,7% CO_2 в газовой фазе ($35—40 \cdot 10^{-5}$ моля растворенной CO_2 на 1 *л*) при насыщающих интенсивностях света и плотности суспензии

Схема взаимосвязи факторов, влияющих на продуктивность культуры.



600 млн. клеток в 1 *мл*. На рисунке 280,*А* в виде трехмерного графика представлены семейства углекислотных и световых кривых фотосинтеза хлореллы и зависимость фотосинтетической продуктивности культуры от взаимосвязи этих характеристик. Так, при наибольшей, насыщающей интенсивности света продуктивность культуры в 4 раза выше при концентрации 1% CO_2, чем при 0,25% CO_2, и обратно: при одной и той же концентрации CO_2 (например, 1% CO_2) продуктивность тем выше, чем выше интенсивность света.



Рис. 281. Лабораторная установка для выращивания в условиях интенсивного размножения и фотосинтеза различных культур одноклеточных микроскопических водорослей.

Водоросли различаются по световым и температурным оптимумам для роста и фотосинтеза.

В пределах рода Chlorella есть светолюбивые и теневыносливые культуры с меньшим или большим содержанием хлорофилла, с большей или меньшей активностью единицы хлорофилла, есть термофильные, мезофильные и психрофильные (хорошо растущие при температуре +5... +10 °С) штаммы. Каждый штамм в той или иной мере обладает адаптационными способностями. Но у каждой культуры свой генетически закрепленный диапазон требований к освещенности и температуре.

На основании известных экспериментальных данных можно охарактеризовать в целом группу мезофильных культур как более тенелюбивую, а термофильных культур как более светолюбивую. Так, мезофильные формы обладают более низким и более узким плато светового насыщения для роста по сравнению с термофильными культурами.

Применение культур высоких плотностей имеет особенно большой смысл при высоких освещенностях, позволяющих максимально приблизиться к потенциально возможным скоростям роста культуры. На рисунке 280, *Б* приведены световые и температурные кривые зависимости роста термофильной культуры. Трехмерный график хорошо показывает тесную функциональную взаимообусловленность характера температурных и световых кривых роста и необходимость тщательного подбора оптимальных сочетаний этих параметров для высокопродуктивного культивирования. Для каждой интенсивности света существует своя температурная кривая роста и продуктивности культуры, так же как для каждой температуры имеется своя световая кривая. По мере повышения освещенности температурный оптимум смещается в сторону более высоких значений температуры, так же как и при повышении температуры для получения максимальной продуктивности необходимо соответствующее изменение освещенности. Важно, что в культурах высоких плотностей, как и в разбавленных суспензиях, четко обнаруживается эффект фотоингибирования роста (угнетение ростовых процессов под действием света) культуры при температуре, не сочетающейся с примененной интенсивностью света.

Если учесть, что температурные условия являются диффузно (или равномерно) действующим фактором и не зависят от плотности культуры, а облученность отдельных клеток в попу-

ляции, наоборот, сильно зависит от плотности и оптических свойств суспензии, то становится ясно: чтобы найти оптимальные сочетания облученности и температуры для каждой культуры, необходимо снять световые и температурные характеристики не только для клетки, но и для популяции.

Как показано на примерах влияния света, температуры, концентрации CO_2, для получения высокой продуктивности культуры существенное значение имеет не столько зависимость роста и фотосинтеза водорослей от каждого из этих факторов в отдельности, сколько их сопряженное действие. Обнаруженные взаимосвязи могут быть показаны в виде схемы на стр. 372.

Поскольку в культурах высоких плотностей для обеспечения интенсивного роста применяют высокие освещенности, высокие температуры и высокие концентрации солей, т. е. создается напряженность всех факторов среды, «отставание» какого-либо одного фактора, нарушая сбалансированное взаимодействие всех факторов, может повлечь за собой не только снижение продуктивности до уровня действия этого минимального фактора, но во многих случаях и гибель культуры.

При создании систем культивирования водорослей высокой фотосинтетической производительности одним из первых встает вопрос о применении культур, генотипические свойства которых отвечали бы заданным условиям. Например, водоросли в интенсивно растущих плотных популяциях должны переносить кратковременную переоблученность, т. е. культура должна иметь высокое и продолженное плато светового насыщения для роста и фотосинтеза. Этим свойством в большей степени обладают термофильные штаммы.

При массовом культивировании под открытым небом более эффективными в определенные периоды могут быть мезофильные культуры. Японские исследователи провели выращивание

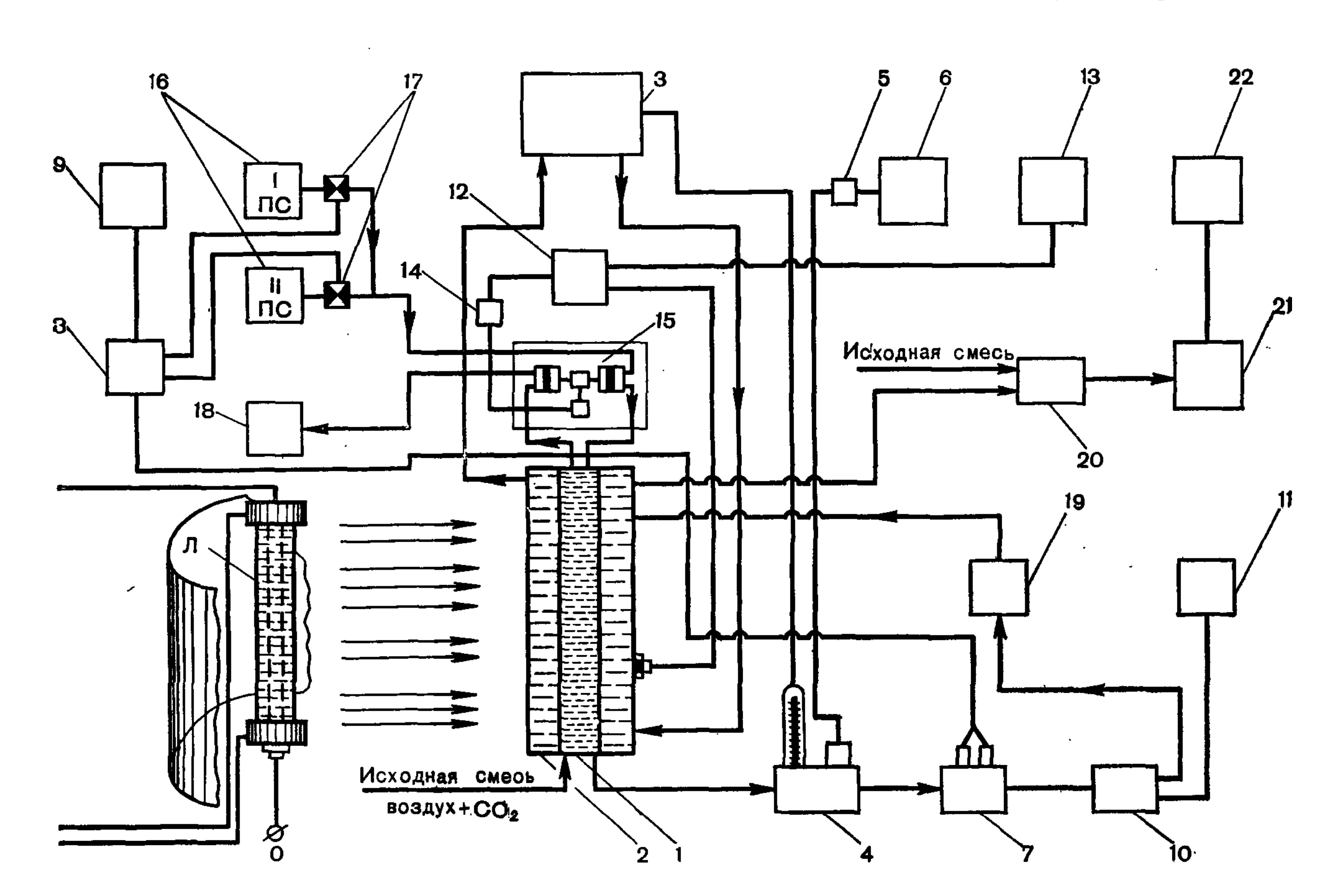


Рис. 282. Принципиальная схема высокоинтенсивного управляемого проточного культивирования микроводорослей в контролируемых условиях:

1 — реактор; *2* — рубашка водяного охлаждения; *3* — ультратермостат; *4* — блок термодатчиков; *5* — схема записи температуры; *6* — прибор, регистрирующий температуру; *7—9* — схема контроля и регистрации pH; *10* — датчик плотности; *11—14* — система контроля, регистрации и регулировки плотности; *15* — дозирующее устройство; *16* — основная и корректирующие питательные среды; *17* — исполнительные электромагнитные клапаны, управляемые системой регулировки pH; *18* — сборник урожая; *19* — циркуляционная помпа; *20* — командное электропневматическое устройство; *21* — газоанализатор CO_2; *22* — прибор, регистрирующий газовый состав; *Л* — источник света.

Рис. 283. Установки для высокоинтенсивного проточного культивирования водорослей: вверху — реактор с системой световодов, внизу — плоскопараллельный реактор барботажно-камерного типа.

смешанной культуры водорослей, состоящей из мезофильного и термофильного штаммов. В жаркие месяцы преимущественно развивалась термофильная форма, в остальное время — мезофильная.

Отбором в природе и селекционно-генетическими методами получено значительное число мезофильных и термофильных высокопродуктивных форм хлореллы. Сравнительное изучение различных штаммов водорослей показывает широкое их разнообразие в отношении к температуре, освещенности, способности роста в плотных популяциях. Это открывает возможность направленного подбора форм водорослей применительно к конкретным условиям и целям их культивирования.

Отбор и поддержание в коллекции перспективных форм является важной задачей.

Развитие исследований по массовой культуре водорослей дало толчок к совершенствованию методов лабораторного их выращивания, благодаря чему возник метод лабораторного интенсивного культивирования микроводорослей. На рисунке 281 представлен один из способов современного лабораторного культивирования одноклеточных водорослей, обеспечивающий интенсивный рост культур, относящихся к различным систематическим группам (зеленые — Chlorella, Scenedesmus, Ankistrodesmus, Dunaliella, Chlamydomonas; сине-зеленые — Anacystis, Spirulina, Anabaena, Synechocystis, Aphanizomenon, Nostoc, Tolypothrix и др.).

МЕТОДЫ МАССОВОГО КУЛЬТИВИРОВАНИЯ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ВОДОРОСЛЕЙ

Массовая культура под открытым небом. Различного типа установки под открытым небом были испытаны и описаны уже в начале 50-х годов Институтом Карнеги (США), в Японии и некоторых других странах. В настоящее время существует много разных конструкций установок для выращивания водорослей под открытым небом (табл. 40, 41).

Принципиальная схема такого культивирования состоит в выращивании водорослей в жидких питательных средах в бассейнах, лотках и других емкостях с различными способами перемешивания, подачи углекислоты и использованием солнечного света.

Представляет интерес установка для массового культивирования сценедесмуса в Тжебоне (Чехословакия), где суспензия водорослей стекает по плоской, специальным образом оборудованной поверхности, которая является крышей оранжереи. В другом варианте эта же установка может размещаться на поверхности грунта и используется, в частности, в Болгарии. В Рупите (Болгария) при строительстве установок массового культивирования применены местные природные ресурсы, обеспечивающие наряду с хорошей инсоляцией использование природного источника CO_2, воды источника, богатого минеральными солями, и регулирование температуры за счет воды горячих источников. В Советском Союзе Биологическим институтом ЛГУ разработаны типовые установки лоткового типа с открытой циркуляционной системой. В Узбекистане используют преимущественно круглые бассейны по типу японских установок. Размеры установок варьируют от небольших до 1000 — 2000 *м*².

В качестве объектов культивирования широко используются зеленые одноклеточные водоросли, особенно из протококковых (хлорелла и сценедесмус) и из вольвоксовых (дюналиелла); ведутся также работы с сине-зеленой нитчатой водорослью спирулиной и некоторыми другими.

Производительность установок составляет в среднем 15 — 20 *г/м*² сухой биомассы в сутки, достигая иногда 25 — 30, а в отдельных случаях 35 — 40 *г/м*². Урожай с единицы объема суспензии в условиях массовой культуры под открытым небом составляет в среднем 0,2 *г/л* в сутки, поднимаясь в отдельных случаях до 1,2 *г/л*. Плотность культуры, при которой ведется выращивание водорослей, варьирует в зависимости от типа установок и составляет 25 — 400 млн. клеток на 1 *мл*.

Культуры под открытым небом характеризуются низкими коэффициентами размножения, что свидетельствует, по существу, об экстенсивном ведении культуры, при котором получение больших количеств биомассы обеспечивается использованием больших площадей.

Постоянно меняющиеся погодные условия являются причиной того, что в установках открытого типа невозможно длительное, стабильное снятие устойчивого урожая, что приближает этот принцип культивирования водорослей к способам возделывания высших растений, когда процесс накопления урожая существенным образом зависит от погодных условий.

Продуктивность установок под открытым небом удается повысить путем организации систем обогрева и охлаждения и досвечивания культуры искусственными источниками освещения. Такое культивирование, по существу, занимает промежуточное положение между экстенсивной культурой водорослей и интенсивным высокоорганизованным культивированием по типу микробиологических производств.

Интенсивная культура. В 60-х годах в различных лабораториях был разработан ряд установок и аппаратов высокоинтенсивного

управляемого культивирования фотосинтезирующих микроводорослей в полностью контролируемых условиях с автоматической стабилизацией оптимальных условий и непрерывной автоматической регистрацией таких важных физиологических функций культуры, как скорость роста, интенсивность фотосинтеза, минеральное питание.

Наиболее совершенным из таких методов культивирования является проточное выращивание водорослей, при котором по сигналам, получаемым от самой культуры, осуществляются автоматический отбор прирастающих клеток (урожая), подача свежей питательной среды и стабилизация оптической плотности культуры. Одна из принципиальных схем такого типа культивирования представлена на рисунке 282.

Главным преимуществом этих методов культивирования является возможность вести длительное непрерывное выращивание водорослей с поддержанием постоянной плотности суспензии на оптимальных значениях, при которых наблюдается максимальная продуктивность культуры. С этой целью разработаны специальные реакторы, в которых используются мощные источники света и специальные системы светораспределения и световодов, что обеспечивает равномерное освещение клеток в достаточно плотных культурах. Примеры таких установок даны на таблице 40 и рисунке 283.

Урожаи, в частности, хлореллы, которые получают в таких установках, составляют примерно 30 — 40 *г* сухой биомассы с 1 *л* суспензии в сутки или 80 — 100 *г* с 1 $м^2$ освещаемой поверхности.

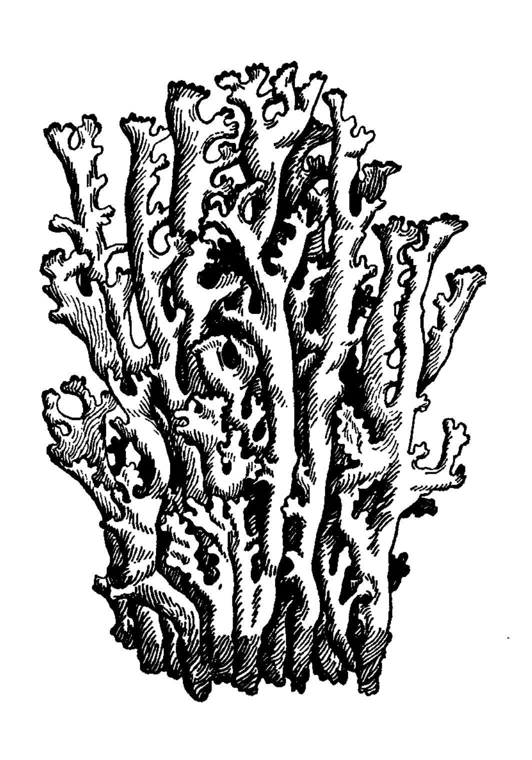
Таким образом, в настоящее время можно считать достаточно детально разработанными физиологические основы культивирования микроскопических фотосинтезирующих водорослей и некоторые принципы технологии их выращивания как в установках под открытым небом, так и в закрытых аппаратах.

Рентабельность массового культивирования водорослей существенным образом зависит от аспектов применения получаемой биомассы и должна оцениваться, очевидно, в каждом конкретном случае индивидуально. Так, методы высокоинтенсивного культивирования водорослей, помимо исследовательской работы, направленной на выяснение потенциальной продуктивности фотосинтетического аппарата растений и других проблем физиологии, биохимии и генетики фотосинтезирующих клеток, находят применение для биосинтеза соединений, меченых различными изотопами углерода (C^{14}, C^{13}), дейтерированных соединений, а также в космической биологии для создания замкнутых экологических систем жизнеобеспечения. Высокая продуктивность и стабильность работы систем интенсивного проточного культивирования хлореллы позволили осуществить многомесячные эксперименты с испытателями по биологической регенерации воздуха с помощью фотосинтеза.

Эффективность применения биомассы водорослей в сельском хозяйстве остается еще неясной. Биомасса водорослей, получаемая при культивировании под открытым небом, используется для изучения их кормовых достоинств как источника белка и физиологически активных соединений. Результаты противоречивы, что свидетельствует о необходимости проведения дальнейшей исследовательской работы.

Вместе с тем в более широком плане разработка способов промышленного культивирования одноклеточных фотосинтезирующих микроводорослей является одним из путей введения процесса фотосинтеза в промышленное производство. Последствия такого явления своеобразной индустриализации фотосинтеза трудно переоценить.

ЛИШАЙНИКИ



пустая страница

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИШАЙНИКОВ

ЛИШАЙНИКИ И ИХ ОТЛИЧИЕ ОТ ДРУГИХ РАСТЕНИЙ

Лишайники представляют своеобразную группу комплексных организмов, тело которых всегда состоит из двух компонентов — гриба и водоросли. Сейчас каждый школьник знает, что в основе биологии лишайников лежит явление симбиоза — сожительства двух различных организмов. Но еще немногим более ста лет назад лишайники были для ученых великой загадкой, и открытие Симоном Швенденером в 1867 г. их сущности оценивалось как одно из наиболее удивительных открытий того времени.

Однако как организмы лишайники были известны ученым и в народе задолго до открытия их сущности. Еще великий Теофраст (371—286 до н. э.), «отец ботаники», дал описание двух лишайников — уснеи (Usnea) и рочеллы (Roccella). Последнюю уже тогда использовали для получения красящих веществ. Постепенно количество известных видов лишайников возрастало. Правда, в те времена их называли нередко то мхами, то водорослями, то даже «хаосом природы» и «убогой нищетой растительности».

Сейчас известно более 20 000 лишайников. И каждый год ученые обнаруживают и описывают десятки и сотни новых неизвестных видов.

В настоящее время лихенология (лат. lichen — лишайник)— наука о лишайниках — изучает сложный комплекс проблем, связанных с возникновением, филогенией, строением, систематикой, биохимией, физиологией, распространением и экологией лишайников. Ниже эти вопросы будут освещены.

Чем же лишайники отличаются от других растений?

Во-первых, специфичный признак лишайников—симбиотическое сожительство двух разных организмов — гетеротрофного гриба (микобионт) и автотрофной водоросли (фикобионт). Не всякое сожительство гриба и водоросли образует лишайник. Лишайниковое сожительство должно быть постоянным и исторически выработавшимся, а не случайным, кратковременным. В природе бывают случаи, когда гриб и водоросль образуют временное смешанное скопление, но это еще не лишайник. В настоящем лишайнике гриб и водоросль вступают в тесные взаимоотношения, грибной компонент окружает водоросли и может даже проникать в их клетки.

Во-вторых, лишайники образуют особые морфологические типы, жизненные формы, не встречающиеся отдельно у слагающих лишайниковое слоевище грибов и водорослей, т. е. лишайники прошли исторический, длительный формообразующий процесс на основе симбиоза, приведший к формированию специфичных морфологических форм внешнего и внутреннего строения.

В-третьих, для лишайников в целом и каждого из их компонентов в отдельности характерен особый тип метаболизма. Физиология гриба и водоросли в слоевище лишайника во многом отличается от физиологии свободноживущих грибов и водорослей.

В-четвертых, весьма специфична биохимия лишайников, образование в них вторичных продуктов обмена — лишайниковых веществ, не встречающихся в других группах организмов.

Наконец, лишайники существенно отличаются от других групп организмов, в том числе

и от свободноживущих грибов и водорослей, особой биологией: способами размножения, медленным ростом, отношением к экологическим условиям и др.

На основе этих специфических свойств лишайникам можно дать следующее определение: лишайниками являются организмы, тело (слоевище) которых постоянно состоит из двух компонентов — автотрофного фикобионта и гетеротрофного микобионта, образующих единое симбиотическое сожительство, отличающееся особыми морфологическими типами и особыми физиолого-биохимическими процессами.

Однако следует сразу же заметить, что все растения, относящиеся к лишайникам, делятся на три неравноценные группы, из которых вполне соответствует данному определению лишь первая из них, включающая, правда, подавляющее большинство известных видов. Эту группу видов выделяют как класс сумчатых лишайников, так как грибы, образовавшие их, являются сумчатыми грибами. Вторую очень небольшую группу выделяют как класс базидиальных лишайников в соответствии с тем, что они образованы базидиальными грибами. Базидиальные лишайники — менее устойчивая группа и соответствует не всем указанным признакам. Наконец, среди лишайников имеется третья группа видов, у которых плодовые тела со спорами не обнаружены, поэтому их место в системе лишайников остается неизвестным. Их объединяют в искусственную группу «несовершенных лишайников» (Lichenes imperfecti). Со временем у некоторых из них находят аскокарпы и тогда их переносят в соответствующее место в системе класса сумчатых лишайников. В других случаях на действительное место в системе могут указать другие данные — тонкая структура слоевища или химизм. Из несовершенных лишайников самыми распространенными являются так называемые лепрарии (Lepraria). Они образуют порошковатые налеты на разных субстратах — камнях, скалах, стволах деревьев, мхах, обычно беловато-серые (Lepraria aeruginosa), иногда зеленовато-желтые (Lepraria chlorina) или интенсивно-желтые (Lepraria candelaria).

В настоящей книге рассматриваются только первые два класса, на несовершенных лишайниках мы далее не останавливаемся.

КОМПОНЕНТЫ ЛИШАЙНИКОВ И ИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ

ГРИБНОЙ КОМПОНЕНТ (МИКОБИОНТ)

Представители трех классов грибов — аскомицетов, базидиомицетов и фикомицетов, вступив в контакт с водорослями, дали начало образованию лишайников. О близости с грибами говорит строение вегетативного тела лишайников и их плодовых тел. Вегетативное тело лишайников, называемое, как у всех низших растений, талломом или слоевищем, целиком состоит из переплетения грибных гиф. Водоросли же либо разбросаны в беспорядке среди грибных гиф по всей толще слоевища, либо расположены отдельным дифференцированным слоем несколько ниже его верхней поверхности.

Как известно, вегетативное тело обычных грибов, состоящее из грибных гиф и называемое грибницей или мицелием, в большинстве случаев развивается целиком внутри субстрата, а на поверхности мы видим лишь плодовые тела гриба. В отличие от этого вегетативное тело лишайников, также образованное грибными гифами, целиком живет в воздушной среде (исключение составляет лишь небольшая группа лишайников, слоевище которых развивается внутри камня или древесного субстрата). Лишайники иногда даже называют воздушными грибами. Возникает вопрос: появились ли у лишайникового гриба какие-либо особые приспособления в связи с переходом к обитанию в воздушной среде и контакту с водорослями? Отличаются ли гифы, образующие лишайниковое слоевище, от гиф грибов?

Сначала рассмотрим строение гиф лишайника (рис. 284). Гифы, образующие слоевище лишайника, представляют собой простые или разветвленные тонкие (шириной 3—10 *мкм*) нити, растущие вершиной. Гифа покрыта двухслойной оболочкой, под которой находится протоплазма. Обычно гифы бывают поделены поперечными перегородками на клетки. У большинства лишайников в центральной части поперечных перегородок имеется одно маленькое отверстие, называемое перфорацией. Через перфорацию протягивается тончайший цитоплазматический тяж, который носит название плазмодесмы. Плазмодесма соединяет протопласты соседних клеток. У некоторых лишайников поперечная перегородка имеет не одну, а три перфорации, расположенные на равных расстояниях друг от друга. Кроме того, перфорации образуются не только на поперечных перегородках гиф, но и на их продольных стенках, в результате плазмодесмами соединяются протопласты двух параллельно расположенных соседних гиф.

Протоплазма лишайников слегка зерниста. В вегетативных клетках почти всегда имеется

одно ядро, но у некоторых видов бывает по два или по многу ядер в одной клетке. Кариосистематических исследований лишайников почти не проводилось, поэтому сведения об их хромосомах очень скудны. Известно, что они мелкие, трудно различимые и число их невелико. Так, например, у одного из накипных лишайников рода лецидея (Lecidea) 2 хромосомы, а у листоватого лишайника из рода дерматокарпон (Dermatocarpon) их 6 или 8. В протоплазме имеются вакуоли шаровидной или вытянутой формы.

Теперь вернемся к вопросу: каковы различия в строении гиф лишайников и гиф грибов? Оказалось, что переход вегетативных гиф лишайникового слоевища к воздушному образу жизни привел к утолщению их оболочки. По сравнению с обычными грибными гифами гифы лишайников имеют гораздо более толстые оболочки и более узкий просвет, заполненный протоплазмой. Это особенно характерно для высокоразвитых кустистых и листоватых лишайников. Лишайнику, имеющему форму кустика или крупной листовидной пластинки, приходится выдерживать и воздействие сильных ветров, и удары дождевых капель, снега, кусочков льда, и другие влияния окружающей среды. В таких слоевищах грибные гифы с сильно утолщенными стенками выполняют роль механической, укрепляющей «ткани». Особенно толстые стенки имеют гифы, расположенные во внешних, коровых слоях. Например, в коровом слое лишайника цетрарии исландской (Cetraria islandica, табл. 48, *5*), обитающего в суровых условиях северных тундр, оболочки гиф настолько толстые и желатинообразные, а просветы такие узкие и маленькие, что структура этого слоя с трудом просматривается под микроскопом, а отдельные гифы и вовсе невозможно рассмотреть.

Далее, в гифах лишайников по сравнению с обычными грибными гифами наблюдается сильное утолщение поперечных перегородок. Казалось бы, это должно затруднять обмен веществами между клетками, но на самом деле этого не происходит: в местах утолщения поперечных перегородок гифы сами значительно расширяются (рис. 284, *2*). Это ведет, в свою очередь, к увеличению диаметра перфораций в перегородках и, соответственно, к утолщению плазматического тяжа, обеспечивающего обмен веществами между соседними клетками. Столь большие расширения гиф на местах расположения поперечных перегородок также неизвестны у грибов.

У целого ряда лишайников оболочки гиф могут сильно разбухать и ослизняться. Это происходит за счет содержания во внешних слоях оболочек пектиновых веществ, легко растворимых в воде углеводов. Особенно сильно ослизняются и набухают при увлажнении гифы так называемых слизистых лишайников, в слоевище которых водорослевым партнером обычно бывает сине-зеленая водоросль. Гифы обычных грибов, как правило, не обладают этой способностью, исключение составляют лишь дрожалковые грибы.

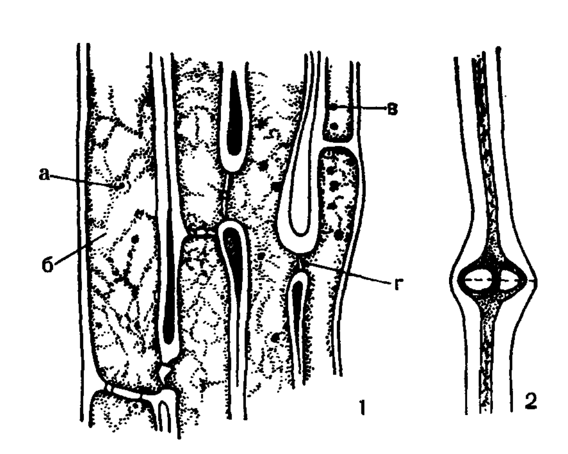


Рис. 284. Гифы лишайников:

1 — строение гиф; *2* — расширения гиф на месте расположения поперечной перегородки. *а* — ядро, *б* — вакуоли, *в* — резервные вещества, *г* — плазмодесма.

Интересные, специфичные для лишайниковых гиф образования, которые у свободноживущих грибов в природных условиях не встречаются,—так называемые жировые клетки или жировые гифы. Они развиваются обычно в нижней части слоевища, в местах прикрепления к субстрату. Жировые клетки имеют зеленоватую окраску, обусловленную содержанием жира. Они, как правило, крупнее обычных клеток и имеют вздутую мешковидную, иногда почти шаровидную форму (рис. 285). Причины образования жировых клеток и их роль в жизни лишайников до сих пор не выяснены. Однако было замечено, что чаще всего жировые клетки встречаются у лишайников, растущих на известковом субстрате, особенно в слоевищах, глубоко погруженных в известняк. В слоевищах лишайников, которые произрастают на гранитных породах и на древесном субстрате, жировые клетки образуются очень редко. Более того, если лишайник растет на горной породе смешанного состава, то жировые клетки можно заметить только в гифах, проходящих через участки карбонатсодержащих пород, а в гифах того же слоевища на бескарбонатных участках жировые клетки отсутствуют. Это позволило сделать вывод, что образование жира обусловливает углекислота, освобождающаяся при разложении карбонатов гифами лишайников. Однако это пока лишь одна из гипотез, пытающихся объяснить возникновение этих специфичных для лишайников образований.

Тесный контакт с водорослями обусловил появление у микобионта лишайников некото-

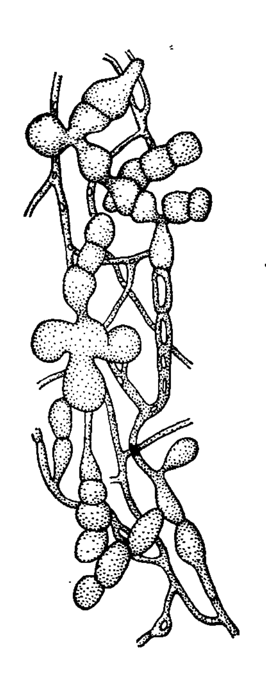


Рис. 285. Гифы лишайников с жировыми клетками.



Рис. 286. Двигающие гифы в слоевище лишайника:
1 — двигающие гифы, соединенные в пучок, обращенный по направлению к периферии слоевища; 2 — двигающие гифы, проталкивающие клетку водоросли в маленькую клиновидную полость перед ней. а — клетка водоросли, б — двигающие гифы, в — полость.

рых специальных типов гиф, отсутствующих у грибов. Прежде всего это так называемые ищущие и охватывающие гифы. Как видно из названий, предназначение их — разыскивать и охватывать клетки водорослей. Эти гифы особенно хорошо заметны в начале развития слоевища лишайников из прорастающей споры. В таком слоевище либо вовсе еще нет водорослей, либо их еще очень мало. Ищущие гифы являются боковыми ответвлениями обычных гиф. Они имеют вид длинных тонких нитей с перегородками лишь у самого основания. После того как ищущие гифы обнаружат водоросль, у них появляются боковые ответвления, плотно захватывающие и тесно оплетающие клетки или нити водорослей. Эти боковые ответвления в виде тонких повторно ветвящихся гиф, тесно окружающие водоросль, носят название охватывающих гиф. Позднее охватывающие гифы делятся поперечными перегородками на короткие клетки, обычно несколько вздутые, и вступают в контакт с клетками водорослей.

Еще один тип специфичных для лишайников гиф, отсутствующий у грибов,—это так называемые двигающие гифы. Они возникают в зоне водорослей и служат для переноса их клеток в растущий край слоевища, который обычно бывает образован одними только гифами микобионта и не содержит водорослей. Вначале двигающие гифы окружают отдельную клетку водоросли, затем они становятся более крупными, богатыми протоплазмой, и соединяются в пучок, обращенный к периферии слоевища (рис. 286, *1*). Сама водоросль, сдавленная гифами, из шаровидной становится эллипсоидной или грушевидной. Пучок двигающих гиф с заключенными внутри их водорослями разрастается по направлению к периферии и оказывает определенное давление на окружающие гифы. Гифы, находящиеся впереди пучка, раздвигаются, и между ними образуется маленькая клиновидная полость, куда и проталкивается захваченная водоросль (рис. 286, *2*). Так постепенно двигающие гифы переносят водоросль из водорослевой зоны в растущий край слоевища. В результате этого процесса, происходящего непрерывно, в периферической части слоевища постепенно формируется зона водорослей, которая затем соединяется в одно целое с зоной водорослей всего остального слоевища.

В лишайниковых гифах образуется гораздо большее количество разных химических веществ, чем в грибных гифах. Подробнее об этом рассказано в разделе «Химический состав лишайников».

Благодаря воздушному образу жизни и симбиозу с водорослями у гриба появилась тенденция к развитию сложной вегетативной структуры. Как правило, микобионт лишайников

образует сложно устроенные талломы, с хорошо дифференцированными анатомическими слоями, с особыми органами прикрепления, которые встречаются лишь у лишайников (см. раздел «Внешнее и внутреннее строение лишайников»).

Ученые предполагают, что лишайниковые микобионты не встречаются в природе в свободноживущем состоянии. На эту мысль наводит тот факт, что в культуре на искусственных средах изолированные микобионты растут очень медленно и никогда не образуют плодовых тел. Колонии лишайниковых грибов в культуре совсем не похожи по внешнему облику на слоевище лишайника, из которого они были изолированы. В жидкой среде гриб образует в основном слизеподобную мицелиальную массу или отдельные комочки, а на агаре — компактные колонии. Обычно месячный прирост изолированных микобионтов в культуре не превышает 1—2 *мм*, а самая быстрорастущая колония лишайникового гриба достигала на агаре за месяц в диаметре 1—2 *см*. В жидкой среде, например в культуральных сосудах, сухая масса одного из лишайниковых микобионтов составила 100 *г*, в то время как свободноживущие грибы аспергиллы и пенициллы давали в тех же условиях массу, в 4 раза большую.

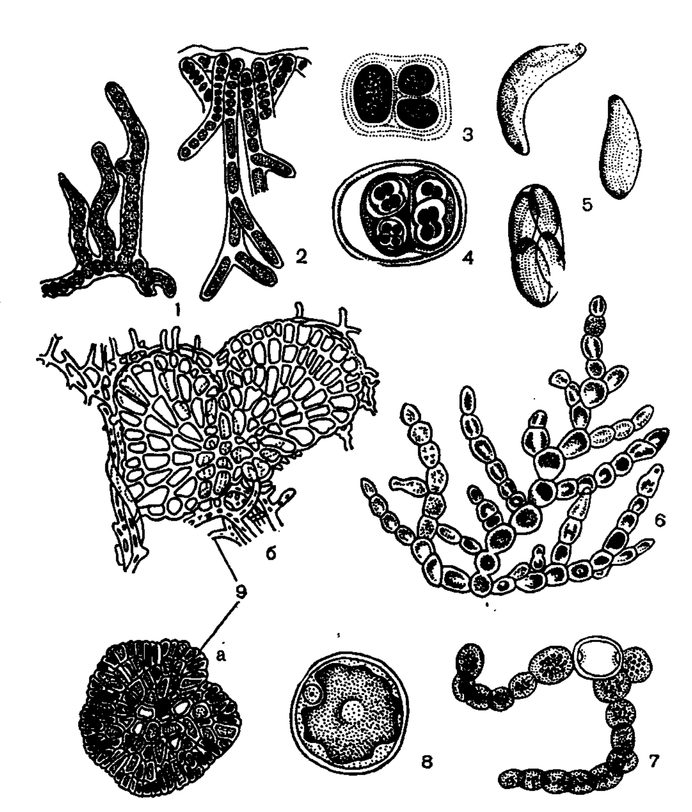


Рис. 287. Фикобионты лишайников:

1 — стигонема; *2* — гиелла; *3* — хроококкус; *4* — глеокапса; *5* — коккомикса; *6* — трентеполия; *7* — носток; *8* — требуксия; *9* — фикопельтис: *а* — свободноживущий экземпляр, *б* — та же водоросль в слоевище лишайника.

ВОДОРОСЛЕВЫЙ КОМПОНЕНТ (ФИКОБИОНТ)

Водоросли, встречающиеся в слоевище лишайников, называют фикобионтом лишайников. По своему систематическому положению они относятся к различным отделам: к сине-зеленым (Cyanophyta), зеленым (Chlorophyta), желто-зеленым (Xanthophyta) и бурым (Phaeophyta) водорослям. Долгое время считали, что каждому виду лишайника соответствует определенный вид водоросли. Однако, как показали дальнейшие исследования, сравнительно небольшое количество водорослей оказались способными существовать в симбиозе с грибом. Только самые неприхотливые из них, обладающие высокой устойчивостью по отношению к факторам внешней среды, приспособились к жизни в окружении грибных гиф. Экспериментальные исследования показали, что лишайниковый гриб при образовании слоевища, как правило, не проявляет избирательной способности по отношению к водорослям. Если взять чистую культуру гриба, выделенного из слоевища лишайника, и поместить в нее какую-либо свободноживущую водоросль (несвойственную данному лишайнику, а другого типа), то грибные гифы начнут разрастаться, давая сложные переплетения, как в начале образования слоевища. Однако слоевище в таком случае все-таки не развивается. Большинство водорослей, введенных в культуру лишайникового гриба, рано или поздно погибает: многие не могут перенести воздействия гиф гриба, причиной гибели других является недостаток света. Водоросли, окруженные со всех сторон грибной тканью, получают гораздо меньше света, чем это необходимо для их нормальной жизнедеятельности. И если водоросль не может приспособиться к осуществлению процесса фотосинтеза при минимальной световой интенсивности, она неизбежно погибает. Значит, при образовании слоевища лишайников не гриб выбирает себе подходящего партнера из числа водорослей. Все зависит от того, сможет ли водоросль существовать в тесном контакте с грибом и при этом нормально жить и развиваться.

Сейчас стало известно, что наиболее широко распространенным фикобионтом лишайников является водоросль требуксия (Trebouxia, рис. 287, *8*). Предполагают, что около половины всех известных видов лишайников (7—10 тыс. видов) имеют своим фикобионтом именно эту одноклеточную зеленую водоросль. Как показали наблюдения за жизнью этой водоросли в лаборатории, требуксия очень неприхотли-

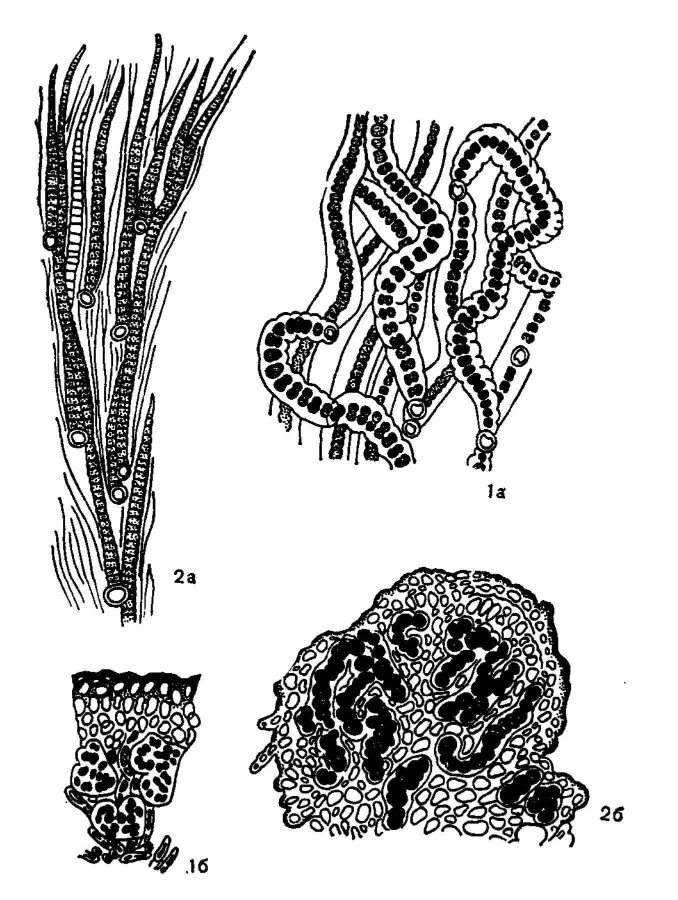


Рис. 288. Фикобионты лишайников:

1 — носток: *а* — часть колонии свободноживущей водоросли, *б* — водоросль в слоевище лишайника Pannaria; *2* — ривулярия: *а* — часть колонии свободноживущей водоросли, *б* — водоросль в слоевище лишайника Lichina.

вый организм. В условиях чистой культуры эти водоросли отличались медленным ростом и способностью развиваться при минимальном освещении, они хорошо переносили резкие перепады температуры и длительные периоды без воды. Клетки требуксии могли развиваться и в полной темноте, но в таком случае они переходили к гетеротрофному питанию. По-видимому, все эти свойства, т. е. высокая устойчивость к влиянию факторов окружающей среды, позволили требуксии так хорошо приспособиться к жизни внутри слоевища лишайников.

Как показало изучение лишайниковых фикобионтов, проведенное в последние годы, в слоевище лишайников встречаются представители 28 родов водорослей. Из сине-зеленых водорослей наиболее обычным фикобионтом в слоевище лишайников являются водоросли рода носток (Nostoc, рис. 287, *7*; 288, *1*) и глеокапса (Gloeocapsa, рис. 287, *4*). Встречаются и другие сине-зеленые: хроококкус (Chroococcus) и гиелла (Hyella, рис. 287, *2*, *3*), калотрикс (Calothrix), дихотрикс (Dichothrix) и ривулярия (Rivularia, рис. 288, *2*), сцитонема (Scytonema) и стигонема (Stigonema). Из зеленых водорослей в слоевище лишайников встречаются представители хлорококковых и улотриксовых. Из хлорококковых водорослей, как уже указывалось, самым распространенным фикобионтом является требуксия (Trebouxia).

Кроме того, встречается также мирмеция (Myrmecia), псевдохлорелла (Pseudochlorella), хлорококкум (Chlorococcum), хлорелла (Chlorella), коккомикса (Coccomyxa, рис. 287, *5*), глеоцистис (Gloeocystis) и трохисция (Trochiscia). Из улотриксовых в слоевищах лишайников были найдены представители 10 родов: цефалейрос (Cephaleuros), хлоросарцина (Chlorosarcina), коккоботрис (Coccobotrys), лептозира (Leptosira), фикопельтис (Phycopeltis, рис. 287, *9*), физолинум (Physolinum), плеврококкус (Pleurococcus), псевдоплеврококкус (Pseudopleurococcus), стихококкус (Stichococcus) и трентеполия (Trentepohlia, рис. 287, *6*). Желто-зеленые водоросли очень редко встречаются в лишайниковых слоевищах. Лишь у двух видов лишайников, представителей рода веррукария (Verrucaria), фикобионтом является желто-зеленая водоросль гетерококкус (Heterococcus). Так же редки в слоевищах лишайников и бурые водоросли. В слоевище одного из видов того же рода веррукария была найдена бурая водоросль петродерма (Petroderma).

Некоторые роды лишайников очень однозначны по отношению к водорослям. Так, например, все виды рода пармелия (Parmelia), широко распространенных листоватых лишайников, и кустистые лишайники рода кладония (Cladonia) имеют фикобионтом требуксию, а слизистые лишайники семейства коллемовых — носток. Но иногда у одного и того же вида лишайников бывают обнаружены разные виды водорослей. Например, у лишайника артопирения (Arthopyrenia kelpii) фикобионтом могут быть водоросли гиелла, глеокапса, псевдоплеврококкус; у листоватого лишайника солорина (Solorina saccata) в слоевище были найдены три вида рода коккомикса.

Существует взаимосвязь между географическим распространением лишайников и преобладанием в их слоевищах определенных водорослей. Так, в умеренной зоне земного шара около 8% лишайников имеют фикобионтом сине-зеленые водоросли, 9% лишайников — нитчатые или пластинчатые зеленые водоросли типа трентеполии и 83% лишайников — хлорококковые зеленые водоросли. В тропических и субтропических странах увеличивается количество лишайников, в слоевище которых встречается водоросль трентеполия. Так, в тропиках от 5 до 10% лишайников содержат в слоевищах

сине-зеленые водоросли. 45—48% лишайников — нитчатые зеленые водоросли типа трентеполии и такое же количество лишайников имеют фикобионтом остальные зеленые водоросли.

Большинство фикобионтов лишайника встречается в свободноживущем состоянии. Но некоторые известны лишь в слоевищах лишайников и до сих пор не были обнаружены в природе. К их числу, например, относятся требуксия, коккомикса, лобококкус и некоторые другие.

Водоросли в слоевище лишайника очень сильно изменяют свой внешний облик. Особенно это касается нитчатых водорослей, которые под влиянием гриба распадаются на отдельные клетки и часто деформируются до неузнаваемости (рис. 288). Размножаются водоросли внутри слоевища обычно делением и апланоспорами. Подвижных клеток размножения, характерных для свободноживущих водорослей, они не образуют. Но в лаборатории, в условиях культуры, фикобионты лишайников, как правило, принимают свой обычный, присущий им в свободноживущем состоянии облик и образуют подвижные зооспоры и гаметы.

Сине-зеленые водоросли как в слоевище лишайников, так и в лабораторных культурах образуют гетероцисты и гормогонии. Но число гетероцист в слоевище обычно бывает очень небольшим, гораздо меньшим, чем у свободноживущей водоросли.

Все вышеперечисленные особенности фикобионтов принципиально не отличают их от свободноживущих водорослей, при культивировании на искусственных средах имеющиеся отклонения быстро исчезают, и водоросли восстанавливают свой обычный внешний вид. По всей вероятности, эти изменения не закреплены генетически и возникают лишь под влиянием жизни водорослей в симбиозе.

Однако целый ряд физиологических особенностей, характерных для водорослей, живущих в слоевище лишайников, сохраняется у них и при культивировании на искусственных средах. Так, фикобионты лишайников отличаются замедленным ростом в слоевищах, эта же особенность сохраняется у них и при культивировании в лабораторных условиях. Причем если добавлять в культуры изолированных фикобионтов экстракты, полученные из микобионта лишайника, то рост водоросли усиливается. Интересно, что при таком медленном росте фотосинтетическая способность у лишайниковых водорослей ничуть не меньше, чем у свободноживущих. В процессе своей жизнедеятельности они способны вырабатывать такое же количество углеводов, как и свободноживущие водоросли. Однако эти углеводы фикобионты используют не только для своего развития, значительное количество питательных веществ они отдают грибу (это и приводит к замедлению роста лишайниковых водорослей). Так, опытом было показано, что водоросль носток, выделенная из слоевища одного из видов коллемы и выращенная в культуре, выделяла в среду 5% азота, фиксированного из воздуха. Одновременно в среду поступали полисахариды и витамины (тиамин, биотин, рибофлавин, никотиновая и пантотеновая кислоты).

Было установлено, что водоросли в слоевище лишайников полностью или в значительной степени лишены своих обычных избыточных ассимилированных ими веществ, крахмала и запасных веществ, липоидов, зерен цианофицина, гликогена и некоторых других.

Лишайниковые водоросли очень устойчивы к воздействию высокой температуры. Так, фикобионт, только что выделенный из слоевища одного из видов кладонии, мог переносить нагрев до +90 °С. После роста этой водоросли в культуре в течение 9 недель она так «изнеживалась», что погибала уже при температуре +70 °С.

Водоросли в слоевище лишайников способны переносить длительное высушивание. Опыты показали, например, что водоросль коккомикса в слоевище одного из лишайников выдерживала высушивание в течение 23 недель, а после нормализации условий восстанавливала все процессы своей жизнедеятельности. В культуре же этот фикобионт погибал без воды уже через 5 недель.

Все эти данные показывают, что в связи с особенностями жизни в контакте с грибом лишайниковые водоросли претерпевают не только морфологические, но и физиологические изменения.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ГРИБА И ВОДОРОСЛИ В ТЕЛЕ ЛИШАЙНИКА

Вопрос взаимоотношения гриба и водоросли в слоевище лишайника занимал умы ученых еще в конце прошлого столетия, да и в наше время продолжает волновать лихенологов. Со дня открытия С. Швенденера прошло более 100 лет. За этот период появилось не менее десятка теорий, пытающихся объяснить отношения между грибом и водорослью, однако среди них нет ни одной общепризнанной и окончательно доказанной. С. Швенденер, обнаружив, что лишайник состоит из гриба и водоросли, предположил, что гриб в слоевище паразитирует на водоросли. Однако он ошибочно отвел грибу роль хозяина, а водоросли — раба.

Но уже в те времена некоторые ученые выдвинули мысль о двустороннем паразитизме

компонентов лишайника — гриба на водоросли и водоросли на грибе. При этом было высказано предположение, что гриб и водоросль в слоевище лишайника находятся в полном морфофизиологическом единстве и связаны между собой так же, как корни и листья цветковых растений. Такое сравнение, безусловно, было совсем необоснованным.

Наибольшее распространение среди ученых того времени получила теория мутуалистического симбиоза. Сторонники этой теории считали, что в слоевище лишайника гриб и водоросль находятся во взаимовыгодном симбиозе: водоросль «снабжает» гриб органическими веществами, а гриб «защищает» водоросль от чрезмерного нагревания и освещения и «обеспечивает» ее водой и неорганическими солями. Однако в 1873 г. этой идеалистической теории был нанесен удар. Известный французский исследователь Е. Борне, изучая анатомическое строение слоевища лишайников, обнаружил внутри водорослевых клеток грибные отростки — гаустории, всасывающие органы гриба. Это позволяло думать, что гриб использует содержимое клеток водорослей, т. е. ведет себя как паразит.

За прошедшие со времен Борне 100 лет в слоевище лишайников было открыто и описано много различных форм абсорбционных, или всасывающих, гиф гриба. Эти гифы плотно прижимаются к клетке водоросли или проникают в нее и служат, как предполагают, для передачи веществ, которые образуют водоросли в результате своей жизнедеятельности, грибному компоненту.

О том, что в слоевище лишайника происходит обмен веществами между грибом и водорослью, ученые стали говорить сразу после открытия двойственной природы лишайников. Однако некоторые экспериментальные подтверждения этим предположениям были получены лишь за последние три десятилетия. Применение новейших методов физиологических исследований с использованием меченых атомов углерода и азота, особых красящих веществ и некоторых других позволило установить, что гриб получает вещества, ассимилируемые водорослью, и ведет себя в слоевище лишайника как паразитический организм. Однако для существования как самого гриба, так и лишайника в целом необходимо, чтобы водоросль, окруженная со всех сторон грибными гифами, все-таки могла жить и более или менее нормально развиваться. Если гриб начнет проявлять себя слишком активно, поражать все без исключения водоросли и, использовав их содержимое, уничтожать их, это в конце концов может привести к гибели всех водорослей слоевища. Но тогда, уничтожив весь свой запас питания, погибнет и сам гриб, а значит, перестанет существовать и лишайник.

Гриб должен использовать лишь часть водорослей, оставляя резерв — здоровые и нормальные водоросли, содержимым которых он мог бы питаться.

Учеными были замечены любопытные защитные реакции со стороны лишайниковых водорослей. Например, одновременно с проникновением гаустория в клетку водоросли эта клетка делилась. При этом плоскость деления, как правило, проходила как раз через участок, занятый гаусторием, а образовавшиеся в результате этого процесса дочерние клетки были свободны от гаусториев. Было замечено также, что обычно гриб поражает водоросли, уже достигшие определенной стадии зрелости. В молодых растущих водорослях происходит энергичное отложение веществ в оболочке клетки и быстрое ее утолщение. Эта толстая оболочка клетки фикобионта препятствует проникновению абсорбционных органов гриба. Однако большей частью защитная реакция водорослей против активности грибного компонента очень слаба.

Способность водорослей нормально развиваться и даже размножаться в слоевище лишайника сохраняется скорее благодаря умеренности паразитизма самого гриба.

Ученые отмечают, что степень паразитизма гриба на водоросли различна не только у разных видов лишайников, но даже в одном и том же слоевище. Резкий паразитизм обнаружен лишь у примитивных лишайников. Гаустории, проникающие глубоко внутрь протопласта водоросли, пока что были найдены лишь у наиболее просто организованных форм, в слоевище которых еще нельзя различить оформленных дифференцированных слоев. В слоевищах более высокоорганизованных лишайников часть клеток водорослей поражена грибными гифами, а остальные продолжают нормально жить и развиваться. Обычно у высокоорганизованных форм лишайников паразитизм гриба на водоросли носит весьма умеренный характер: прежде чем гриб убьет пораженные им клетки, успевает вырасти одно или несколько поколений водорослей.

Отношения между мико- и фикобионтом в слоевище лишайника не сводятся только к паразитизму гриба на водоросли. Ученые предполагают, что эти отношения гораздо сложнее. Еще в начале нашего века крупнейший русский лихенолог А. А. Еленкин, изучая анатомическое строение лишайников, обнаружил в их слоевище некральные зоны водорослей — скопления отмерших, потерявших зеленую окраску клеток, расположенные несколько ниже зоны живых водорослей. К этим бесцветным мертвым

клеткам водорослей тоже тянулись грибные гифы. Это привело А. А. Еленкина к мысли, что гриб в слоевище лишайника вначале проявляет себя как паразитический организм, поражая живые клетки водоросли и используя их содержимое. Затем, убив водоросль, гриб переходит к сапрофитному способу питания, поглощая и ее мертвые остатки. Таким образом, гриб в слоевище лишайника ведет себя и как паразит, и как сапрофит. И отношения между грибом и водорослью в слоевище лишайника А. А. Еленкин назвал эндопаразитосапрофитизмом.

Интересную мысль о взаимоотношении компонентов в слоевище лишайника высказал в 60-х годах нашего столетия крупнейший советский лихенолог А. Н. Окснер. Он пришел к выводу, что водоросль в слоевище лишайника, полностью изолированная от внешней среды грибной тканью, обязательно должна забирать у грибного компонента все необходимые для своего существования вещества, за исключением тех органических соединений, которые она сама вырабатывает на свету в процессе ассимиляции углекислоты. К этим жизненно необходимым для водоросли веществам относится прежде всего вода, а также минеральные соли, азотистые и некоторые другие неорганические соединения. Следовательно, и водоросль в слоевище лишайника проявляет себя как паразит. Причем это вовсе не противоречит общему характеру ее питания. Как показало изучение лишайниковых водорослей в чистых культурах, многие из них, будучи большей частью автотрофными организмами, способны и к миксотрофному питанию.

Таким образом, ученые считают, что водорослевый и грибной компоненты лишайника находятся в очень сложных взаимоотношениях. Микобионт ведет себя как паразит и сапрофит на теле водоросли, а фикобионт, в свою очередь, паразитирует на лишайниковом грибе. При этом паразитизм фикобионта всегда носит более умеренный характер, чем паразитизм гриба.

Однако все высказанные по этому поводу точки зрения до сих пор остаются лишь догадками и большей частью не подтверждены экспериментально: лишайники оказались очень трудным объектом для физиологических исследований. Ученые пока не научились выращивать и поддерживать в живом состоянии слоевище лишайников в искусственных условиях. Тот контакт между грибом и водорослью, который с такой легкостью достигается в природе (достаточно вспомнить многообразие лишайников!), никак не удается воспроизвести в лабораторных условиях. Наоборот, при переносе лишайников в лабораторию этот контакт легко нарушается и растение просто погибает. Время от времени появляются сообщения об удачных опытах выращивания лишайника в условиях лаборатории, но пока эти сообщения единичны и не всегда достоверны.

Одной из причин неудач подобных попыток можно считать чрезвычайно медленный рост лишайников. Лишайники — многолетние растения. Обычно возраст взрослых слоевищ, которые можно увидеть где-нибудь в лесу на стволе деревьев или на почве, составляет не менее 20—50 лет. В северных тундрах возраст некоторых кустистых лишайников рода кладония достигает 300 лет. Слоевище лишайников, имеющих вид корочки, в год дает прирост всего 0,2—0,3 *мм*.

Кустистые и листоватые лишайники растут несколько быстрее — в год их слоевище увеличивается на 2—3 *мм*. Поэтому, чтобы вырастить взрослый лишайник в лаборатории, требуется не менее 20 лет, а может быть, и вся жизнь исследователя. Трудно проводить столь долговременный эксперимент!

Вот почему физиологические особенности лишайников, в том числе взаимоотношения компонентов, как правило, изучают на культурах изолированных мико- и фикобионтов. Этот метод очень перспективен, так как позволяет ставить длительные и воспроизводимые опыты. Но, к сожалению, данные, полученные этим методом, не могут полностью отразить те процессы, которые происходят в целом слоевище лишайника.

И тем более мы не вправе считать, что в природе, в естественных условиях, в слоевищах лишайника эти процессы протекают точно так же, как в культурах изолированных симбионтов. Вот почему все теории, пытающиеся объяснить взаимоотношения компонентов лишайников, остаются пока лишь догадками.

Более успешным оказалось изучение форм контакта между гифами гриба и клетками водорослей в слоевищах лишайников. Как показали исследования с применением электронной микроскопии, в слоевище лишайников можно встретить по крайней мере пять типов контакта между грибными гифами и водорослевыми клетками (рис. 289).

Чаще всего отдельная клетка водоросли и клетка грибной гифы находятся в непосредственном контакте друг с другом. В таком случае гриб образует специальные абсорбционные, всасывающие органы, которые проникают внутрь водорослевой клетки или плотно прижимаются к ее оболочке.

В настоящее время среди абсорбционных органов гриба в слоевище лишайников различают несколько типов: гаустории, импрессории и аппрессории.

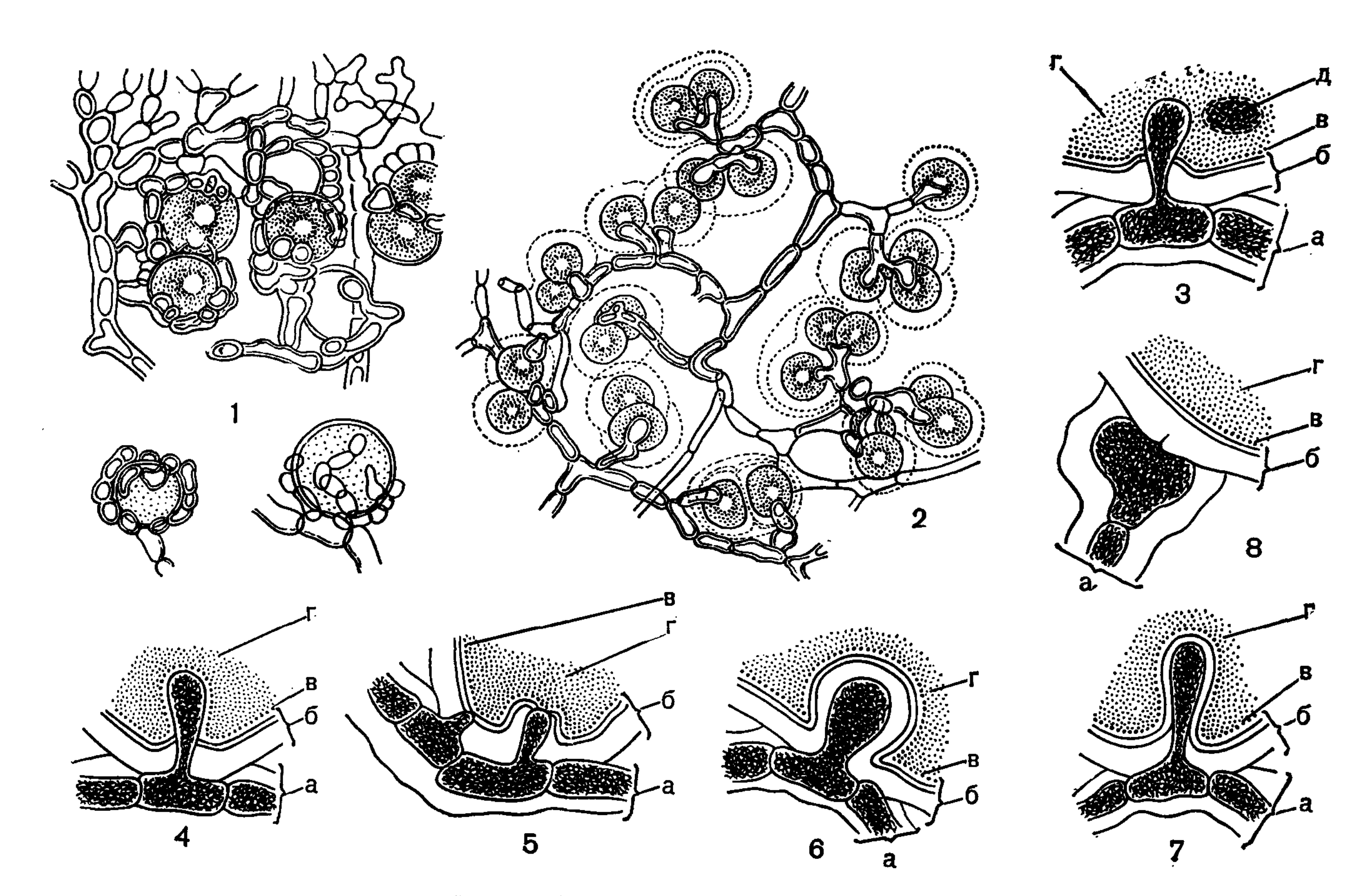


Рис. 289. Формы контакта между гифами гриба и клетками водорослей в слоевище лишайников:

1 — контакт между клетками водоросли требуксия и грибными гифами в слоевище кладонии; *2* — гаустории, проникающие в клетку водоросли глеокапса в слоевище слизистого лишайника Synalissa symphorea; *3* — интрацеллюлярный гаусторий, проникающий в протопласт водоросли; *4* — интрацеллюлярный гаусторий, не прорывающий плазмалеммы протопласта клетки водоросли; *5* — интрамембранный гаусторий; *6* — импрессорий, вдавливающий внутрь оболочку клетки водоросли целиком; *7* — импрессорий, вдавливающий внутрь лишь внутренний слой оболочки клетки водоросли; *8* — аппрессорий. *а* — гифа гриба, *б* — оболочка клетки водоросли, *в* — плазмалемма, *г* — плазма клетки водоросли, *д* — ядро клетки водоросли.

Гаустории — это боковые выросты гиф гриба, которые прорывают оболочку клетки водоросли и проникают в ее протопласт (рис. 289, *2*). Обычно в клетке водоросли развивается один гаусторий, но иногда их может быть и два. В слоевище лишайника гаустории встречаются в большом количестве и существуют продолжительное время. Было замечено, что в оболочках молодых гаусториев нет отложений целлюлозы, которая могла бы затруднять обмен между клеткой водоросли и гифой гриба. Старые гаустории почти всегда одеты довольно толстым слоем целлюлозы. Различают интрацеллюлярные (внутриклеточные) и интрамембранные (внутриоболочковые) гаустории.

Интрацеллюлярные гаустории полностью прорывают оболочку клетки водоросли и проникают глубоко внутрь ее протопласта (рис.289, *3*). Интрацеллюлярные гаустории образуются в случае резкого паразитизма гриба на водоросли. Это особенно характерно для лишайников с примитивным строением слоевища.

У более высокоорганизованных лишайников образуются только интрамембранные гаустории. Они прорывают оболочку клетки водоросли и достигают ее протопласта, но не углубляются в него, а остаются в оболочке водорослевой клетки (рис. 289, *5*). Наибольшее количество интрамембранных гаусториев образуется в слоевище лишайников весной, в начале вегетационного периода. С наступлением осени они далеко отступают от протопласта водоросли.

Другой тип всасывающих органов гриба — импрессории — тоже боковые выросты грибных гиф, но, в отличие от гаусториев, они не прорывают оболочку клетки водоросли, а вдавливают ее внутрь (рис. 289, *6*, *7*). Импрессории отмечены у очень многих лишайников, например у широко распространенной пельтигеры (Peltigera).

Интересно, что в слоевищах, произрастающих во влажных местообитаниях, импрессории почти не развиваются, у тех же видов в сухих местообитаниях они образуются в большом количестве. При длительной засухе число импрессориев также увеличивается. Предполагают, что в засушливые периоды и в сухих местообитаниях гриб, чтобы удовлетворить потребности в питании, увеличивает свою всасывающую поверхность за счет увеличения количества и размеров импрессориев.

В отличие от гаусториев и импрессориев, образованных боковыми отростками гифы, а п п р е с с о р и и образуются вершиной грибной гифы. Такая вершина гифы плотно прижимается снаружи к оболочке клетки водоросли, никогда не проникая ни в ее протопласт, ни в ее внутренний слой (рис. 289, *8*).

Наличие в слоевищах многих лишайников абсорбционных органов гриба хорошо доказывает паразитическую сущность отношений микобионта к фикобионту. Но во многих случаях у лишайникового гриба все же не удается обнаружить особых абсорбционных органов, чаще всего у лишайников, фикобионт которых имеет тонкие оболочки клеток. В таких случаях уже внешний контакт гифы гриба и клетки водоросли может обеспечить обмен веществами между ними. Так, например, обстоит дело у многих видов рода кладония. Фикобионтом кладонии является одноклеточная зеленая водоросль требуксия. У этих лишайников отдельные клетки водорослей окружены со всех сторон тонкими тонкостенными гифами, иногда поделенными на мелкие клеточки. Эти гифы, которые носят название о б в о л а к и в а ю щ и х или к о н т а к т н ы х, не проникают в протопласт клеток водоросли и не внедряются в их оболочку, а просто окружают клетки со всех сторон, так что каждая из них становится похожей на маленький шар, охваченный пальцами рук (рис. 289,*1*). Иногда гифы полностью оплетают водоросли в виде сплошного покрова и при этом, сливаясь своими стенками, даже образуют клеточную псевдопаренхимную ткань. На первый взгляд кажется, что водоросли не особенно страдают от плотного окружения гифами гриба: они долго сохраняют свою зеленую окраску и продолжают интенсивно делиться.

Но в более старых участках слоевища можно найти немало отмерших обесцвеченных клеток — гриб рано или поздно все-таки убивает водоросли.

Такой же тип контакта между гифами гриба и клетками водорослей был найден у некоторых слизистых и базидиальных лишайников.

У ряда лишайников, в слоевище которых встречаются нитчатые улотриксовые водоросли, можно наблюдать еще один тип контакта. Как правило, в таком случае нити водорослей бывают целиком покрыты грибными гифами. Причем лишь иногда гифы образуют на поверхности водорослевой нити рыхлую сетку. Чаще же они располагаются очень густо и, срастаясь своими стенками, образуют сплошной чехол. Отдельная лопасть такого лишайника имеет вид тончайшего волоса. Под микроскопом она напоминает полую трубку, стенки которой образованы сросшимися грибными гифами; внутри трубки тянется нить водоросли.

У слизистых лишайников семейства коллемовых (Collemataceae) обычно не наблюдается никакого контакта между грибными гифами и клетками водорослей. Слоевище коллемовых не имеет дифференцированной структуры: нити водоросли носток разбросаны в беспорядке среди грибных гиф по всей толще слоевища (рис. 297, *2*). Никаких абсорбционных отростков в клетках водорослей обычно не заметно; гифы гриба и нити сине-зеленой водоросли расположены друг около друга, не вступая в видимый контакт. Предполагают, что в данном случае гриб поглощает органические вещества, ассимилируемые водорослями, прямо из слизи, которая обычно окружает нити ностока. Однако более тщательное изучение этих лишайников показало, что у многих видов коллемы (Collema) в слоевище время от времени образуются специальные абсорбционные гифы, которые тесно прижимаются к одной из клеток водорослевой нити, а через некоторое время можно наблюдать отмирание этой клетки.

Описанные выше формы контакта между гифами микобионта и клетками водорослей, по всей видимости, не исчерпывают всего многообразия способов, с помощью которых гриб и водоросль в слоевище лишайников устанавливают между собой тесную связь. Исследования в этом направлении только начинаются. Можно думать, что дальнейшее изучение тончайших структур лишайникового слоевища с помощью электронного микроскопа не только даст много нового в описании физических контактов между грибным и водорослевым компонентами лишайников, но и откроет новые горизонты в понимании их взаимоотношений.

ВНЕШНЕЕ И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

МОРФОЛОГИЯ СЛОЕВИЩА ЛИШАЙНИКОВ

Слоевище лишайников очень разнообразно по окраске, размерам, форме и строению.

Лишайники окрашены в самые различные цвета: белый, розовый, ярко-желтый, оранжевый, оранжево-красный, серый, голубовато-серый, серовато-зеленый, желтовато-зеленый, оливково-коричневый, коричневый, черный и некоторые другие. Окраска слоевища лишайников зависит от наличия пигментов, которые откладываются в оболочках гиф, реже в протоплазме. Наиболее богаты пигментами гифы корового слоя лишайников и различные части их плодовых тел. У лишайников различают пять групп пигментов: зеленые, синие, фиолетовые, красные, коричневые. Механизм образования их до сих пор не выяснен, но совершенно очевидно, что важнейшим фактором, влияющим на этот процесс, является свет.

Иногда цвет слоевища зависит от окраски лишайниковых кислот, которые откладываются в виде кристаллов или зернышек на поверхности гиф. Большинство лишайниковых кислот бесцветны, но некоторые из них окрашены, и иногда очень ярко — в желтый, оранжевый, красный и другие цвета. Окраска кристаллов этих веществ определяет и окраску всего слоевища. И здесь важнейшим фактором, способствующим образованию лишайниковых веществ, является свет. Чем ярче освещение в месте произрастания лишайника, тем ярче он окрашен. Примером может служить широко распространенный, часто встречающийся на стволах осин лишайник ксантория (Xanthoria parietina, табл. 42, 7). Слоевище у него яркое, красновато-оранжевое. Этот цвет придает ему особое лишайниковое вещество — париетин, которое в виде оранжевых кристаллов покрывает гифы корового слоя. Если ксантория растет на солнце, ее слоевище имеет яркую красновато-оранжевую окраску. В условиях слабого освещения этот лишайник полностью теряет оранжевый цвет и становится серовато-зеленоватым. Как правило, очень ярко окрашены лишайники высокогорий и полярных районов Арктики и Антарктики. Это тоже связано с условиями освещения. Для высокогорных и полярных районов земного шара характерны большая прозрачность атмосферы и высокая интенсивность прямой солнечной радиации, обеспечивающие здесь значительную яркость освещения. В таких условиях в наружных слоях слоевищ концентрируется большое количество пигментов и лишайниковых кислот, обусловливая яркую окраску лишайников. Предполагают, что окрашенные наружные слои защищают нижележащие клетки водорослей от чрезмерной интенсивности освещения.

Интересно, что слоевища многих антарктических лишайников окрашены в черный или другой темный цвет. Это тоже объясняется высокой концентрацией зеленых, синих и фиолетовых пигментов в коровом слое и плодовых телах этих лишайников. Хорошо пигментированные наружные слои антарктических лишайников не только защищают клетки водорослей от чрезмерно интенсивного освещения, в данном случае темная окраска слоевища является приспособительной и служит для притягивания тепловых лучей. Как известно, условия в Антарктике крайне суровы; здесь растениям приходится переносить постоянное воздействие очень низкой температуры и жить фактически без воды. Среднегодовая температура воздуха ледяного континента —16 °С. Зимой она падает до —45 °С, а летом, которое наступает в январе — феврале, только днем поднимается выше нуля, ночью же снова опускается до —10 °С.

Из-за низкой температуры осадки выпадают в Антарктике только в виде снега. В такой форме они не могут быть использованы растениями. Вот здесь-то темная окраска лишайников и приходит им на помощь. Темноокрашенные слоевища антарктических лишайников за счет высокой солнечной радиации быстро нагреваются до положительной температуры даже при отрицательной температуре воздуха. Снег, падающий на эти нагретые слоевища, тает, превращаясь в воду, которую лишайник сразу же впитывает. Таким образом он обеспечивает себя водой, необходимой для осуществления процессов дыхания и фотосинтеза.

Насколько разнообразны слоевища лишайников по окраске, настолько же разнообразны они и по форме. Слоевище может иметь вид корочки, листовидной пластинки или кустика. В зависимости от внешнего облика различают три основных морфологических типа: накипные, листоватые и кустистые лишайники.

НАКИПНЫЕ ЛИШАЙНИКИ

Слоевище накипных лишайников имеет вид корочки, плотно сросшейся с субстратом. Толщина корочки очень различна. Она может быть весьма тонкой и иметь вид еле заметной накипи или порошкообразного налета; может быть толщиной 1—2 *мм*, а иногда бывает и довольно толстой, достигая в толщину половины сантиметра. Как правило, накипные слоевища небольших размеров, их диаметр составляет всего несколько

миллиметров или сантиметров, но иногда может достигать и 20—30 *см*. В природе нередко можно наблюдать, как небольшие по размерам накипные слоевища лишайников, сливаясь друг с другом, образуют на каменистой поверхности скал или стволах деревьев крупные пятна, достигающие в диаметре нескольких десятков сантиметров (табл. 42, *1*, *2*).

Как правило, накипные слоевища плотно срастаются с субстратом сердцевинными гифами. Но у некоторых лишайников прикрепление к субстрату происходит с помощью п о д с л о е в и щ а. Подслоевище чаще всего бывает темной окраски и обычно образовано темноокрашенными толстостенными грибными гифами. Оно никогда не содержит водорослей (рис. 290). Черную кайму такого подслоевища нередко можно наблюдать по периферии слоевищ некоторых накипных лишайников или же между бугорками ассимиляционного слоевища (табл. 42, *1*).

Наиболее примитивный тип накипного слоевища (и вообще слоевища лишайников)—это слоевище в виде тонкого порошкообразного налета. Оно носит название л е п р о з н о г о. Лепрозные слоевища очень просты по своему строению. Они состоят из скоплений отдельных комочков — клубочков водорослей, окруженных грибными гифами. Такие комочки легко отрываются и переносятся ветром или животными в другие места, где прикрепляются к субстрату и спустя некоторое время разрастаются в новые лепрозные слоевища.

Лепрозные слоевища чаще всего бывают желтоватого или зеленовато-беловатого цвета и нередко покрывают большие поверхности скал или стволов деревьев. Обычно они развиваются во влажных тенистых местах. Их можно встретить на поверхности отвесных скал в узких и темных горных ущельях, в лесах на сырых гниющих пнях, при основании стволов деревьев, на разлагающихся растительных остатках и мхах или слегка увлажненной почве.

Примитивно устроенным, хотя и более сложным по сравнению с лепрозным, считается также накипное слоевище в виде отдельных разбросанных бородавочек или зернышек. Здесь в анатомической структуре уже намечается некоторая дифференциация. Водоросли в такой бородавочке не разбросаны по всей толще и обычно отсутствуют в ее нижней части, а в верхней части бородавочки можно заметить скопление гиф, напоминающее коровой слой.

Более высокоорганизованное накипное слоевище имеет вид сплошной плотной корочки. Такие слоевища обычно уже имеют дифференцированную структуру: на поперечном срезе здесь можно различить к о р о в о й с л о й, с л о й в о д о р о с л е й и с е р д ц е в и н у.

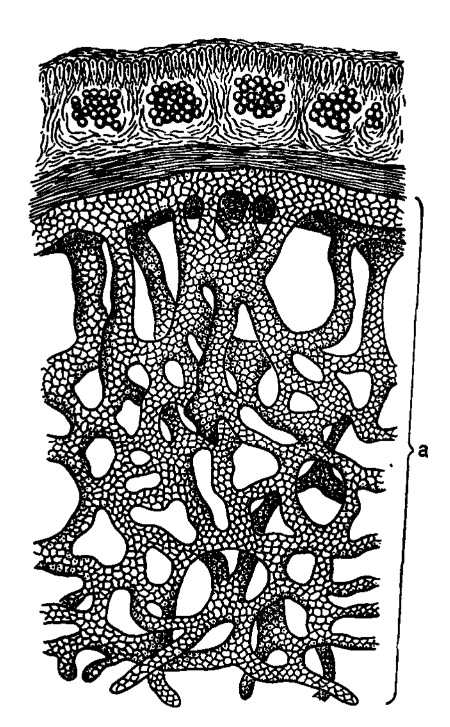


Рис. 290. Поперечный разрез через участок слоевища анции с губчатым подслоевищем (*а*).

Корочка этих лишайников может быть цельной, гладкой или иметь неровную поверхность — бородавчатую, бугорчатую, с различными шиповидными выростами и т. д. (табл. 42, *1*,*2*). Нередко слоевище бывает поделено мелкими трещинками на отдельные площадочки, одинаковые по форме и размеру. Эти маленькие площадочки носят название а р е о л, а сами слоевища называют а р е о л и р о в а н н ы м и (табл. 42, *2*; 43). Лишайники с ареолированной структурой слоевища произрастают только на каменистом субстрате и никогда не встречаются на почве, стволах деревьев, растительных остатках, гниющей древесине и других органических субстратах. Для последних характерно развитие накипных лишайников со слоевищем в виде гладкой, бородавчатой или порошкообразной корочки. Если на них и встречаются трещинки, они обычно бывают неглубокими, неопределенными и никогда не образуют ареол. Особенно характерны ареолированные слоевища для лишайников, произрастающих на поверхности скал в высокогорных районах, пустынях и других областях земного шара с крайними условиями для существования растений. Для таких районов обычны резкие перепады температуры в течение суток, причем на поверхности скал они достигают колоссальных амплитуд — 50—60°. Ареолированная структура слоевища накипных лишайников является приспособлением к перенесению резких колебаний температуры.

Попытаемся проследить за жизнью какого-нибудь наскального пустынного лишайника в течение суток. Каждый день поверхность скалы, на которой растет лишайник, нагревается солнцем до +60, +70 °С и при этом сильно расширяется, а ночью с заходом солнца охлаждается иногда до 0 °С и при этом сильно сжимается. Как же в таких условиях ведет себя лишайник?

На рассвете после холодной ночи на сильно охлажденных за ночь скалах нередко выпадает роса. С первыми лучами солнца наш наскальный лишайник быстро нагревается, гораздо быстрее, чем поверхность скалы, впитывает влагу росы и начинает активно ассимилировать углекислоту, накапливать органические вещества. Такое влажное, разбухшее слоевище заметно увеличивается в размере, в то время как сама поверхность скалы после ночи остается все еще холодной и сильно сжатой. Однако постепенно камень все более и более нагревается и начинает расширяться. Лишайник же с повышением температуры воздуха быстро высыхает, его слоевище резко уменьшается в размере и переходит в характерное для него латентное состояние, когда все процессы в нем замирают. И днем, когда температура скал достигает максимальной величины, на раскаленной и сильно расширенной каменистой поверхности маленький съежившийся лишайник как бы спит. Ночью температура резко падает, поверхность скалы сжимается — гораздо сильнее, чем слоевище самого лишайника. А утром снова на этой сильно сжатой от холода каменистой поверхности происходит расширение слоевища лишайника, увлажненного утренней росой. В результате всех этих изменений, происходящих в течение суток, в слоевище возникают очень сильные напряжения, которые и приводят к появлению на его поверхности многочисленных трещинок. Если бы этого не происходило, резкие изменения в лишайниковом слоевище, противоположные сжатиям и расширениям каменистой поверхности, на которой оно растет, могли бы привести к отрыву слоевища от субстрата. Благодаря ареолированной структуре слоевища эти напряжения ослабляются.

Все перечисленные типы накипных слоевищ являются однообразнонакипными, ибо они одинаковы по своему строению как в центральной, так и в краевой части слоевища. Дальнейшее усложнение в структуре накипных лишайников происходит путем образования переходов к листоватым формам. Особенно часто такие переходы можно наблюдать у ареолированных слоевищ. В этих случаях ареолы, расположенные по периферии лишайника, сильно вытягиваются в радиальном направлении и образуют по краям листовидные лопасти. Такие слоевища имеют вид округлых розеток, в центральной своей части ареольно-потрескавшихся, а по периферии лопастных, и носят название фигурных или радиальных (табл. 44). У высокоорганизованных зернистых, бородавчатых или гладкокорковых накипных лишайников по периферии слоевища иногда образуется белый или цветной зонированный край. Обычно по окраске он отличается от остального слоевища, так как состоит из радиально растущих гиф микобионта, еще не содержащих водорослей. Позднее водоросли переносятся в этот край из водорослевой зоны двигающими гифами.

Переходной формой между накипными и листоватыми лишайниками является ч е ш у й ч а т о е с л о е в и щ е, очень характерное, например, для видов, растущих на почве в пустынных областях земного шара (табл. 45; 46, *4*, *5*). В пустынях на поверхности почвы обычно можно заметить коричневатые, серые, желтоватые и розоватые пятна, образуемые слоевищами чешуйчатых лишайников. Диаметр чешуек колеблется от 2—5 *мм* до 1 *см*. Они бывают округлыми, угловатыми, с ровными и волнистыми, иногда лопастными краями. Чешуйки могут быть расположены на некотором расстоянии друг от друга или расти так тесно, что края одной накладываются на поверхность другой. В отличие от типичных накипных слоевищ чешуйки обычно менее плотно срастаются с субстратом, и их легко можно от него отделить. Чаще они прикрепляются отдельными тонкими гифами, отходящими от нижней поверхности. Нередко эти гифы отходят только от какого-нибудь одного края чешуйки, в то время как другой остается свободным. В таких случаях чешуйки приподнимаются и растут не горизонтально, а вертикально. Но иногда они прикрепляются к субстрату только в своей центральной части довольно толстыми тяжами, образованными склеенными сердцевинными гифами. Эти тяжи у лишайников, растущих на почве, могут достигать в длину 0,5—1 *см* и напоминают маленький разветвленный корешок (табл. 45).

В зависимости от субстрата, на котором произрастают накипные лишайники, среди них различают несколько экологических групп: э п и л и т н ы е, развивающиеся на поверхности горных пород; э п и ф л е о д н ы е — на коре деревьев и кустарников; э п и г е й н ы е — на поверхности почвы; э п и к с и л ь н ы е — на обнаженной гниющей древесине.

У подавляющего большинства накипных лишайников слоевище развивается на поверхности субстрата. Однако существует еще одна сравнительно небольшая, но интересная группа лишайников, слоевище которых целиком растет внутри камня или коры дерева. Если такое слоевище развивается внутри камня, его называют э н д о л и т н ы м; если внутри коры дере-

ва — **эндофлеодным** или **гипофлеодным**. Эти лишайники можно разделить на две группы. У представителей одной из них слоевище полностью погружено в субстрат и никогда не выступает на его поверхность, изредка выступают лишь плодовые тела лишайника; у лишайников второй группы слоевище на поверхности субстрата развивает коровой слой и зону водорослей, а в субстрате — сердцевину и зону с прикрепляющими гифами.

Эндолитные лишайники чаще всего развиваются внутри известковых пород, но могут встречаться и внутри силикатных скал, хотя в таком случае видов, полностью погруженных в субстрат, известно немного. Слоевищные гифы эндолитных лишайников способны проникать внутрь камня на значительную глубину, от 1 до 3 *см*. Чаще всего гифы и водоросли лишайника при своем продвижении в глубь камня используют мелкие трещинки, щели, но они обладают способностью проникать и внутрь горных пород, совершенно не тронутых разрушением. Оказывается, гифы эндолитных лишайников выделяют кислоты, растворяющие горные скалы. Благодаря этому они могут разрушить даже такие твердые породы, как гранит, который в этих случаях довольно быстро превращается в тонкозернистую массу, напоминающую глину.

Гифы эндолитных лишайников, проникающие в субстрат, обычно очень тонкие (толщина их всего 1—3 *мкм*), нежные, с длинными клетками. Часто они не растут прямо, а сгибаются на концах в сторону в виде крючков, охватывающих кусочки субстрата. Иногда на конце этих гиф образуются клетки-щетинки — длинные, тонко заостренные на конце волосковидные клетки (рис. 291).

Проникая в горную породу, гифы обходят твердые, плохо растворимые минералы и быстро распространяются по более рыхлым и легче растворимым участкам. Так, например, они довольно быстро разрушают слоистые кристаллы слюды. Гифы разъединяют листочки слюды и проникают между ними. Здесь они разветвляются и отодвигают пластинки слюды одну от другой. Постепенно разрастаясь и разветвляясь, гифы образуют между пластиночками грибную плектенхиму. Затем в эту плектенхиму проникают и клетки водорослей, которые размножаются, обвиваются гифами и все больше раздвигают отдельные листочки слюды. Было замечено, что на многих твердых горных породах гифы эндолитных лишайников проникают внутрь камня именно в участках, занятых пластинками слюды, а дальше продвигаются уже благодаря химическому разрушению породы.

Разрушая твердые горные породы, превращая их в зернистую массу, эндолитные лишайники тем самым выступают как одни из пионеров растительности. Они подготавливают поверхность скал для поселения других растений: листоватых и кустистых лишайников, мхов, цветковых растений и т. д. Но вместе с тем эти лишайники играют в жизни человека и отрицательную роль. Особый ущерб они наносят памятникам старины, нередко поселяясь на них и разрушая их. Например, широко известно, какой вред причинили лишайники старым витражам церквей в Западной Европе.

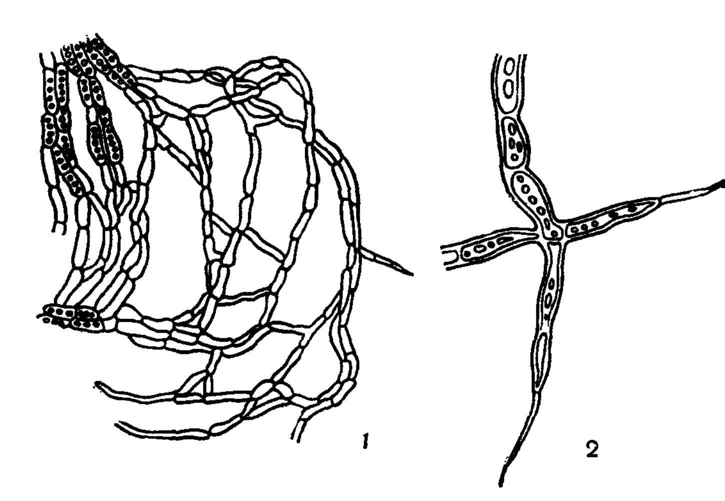


Рис. 291. Гифы эндолитных лишайников:

1 — дуговидно-согнутые гифы, проникающие в толщу камня; 2 — конечные клетки-щетинки этих гиф.

Эндофлеодные лишайники чаще всего поселяются на древесных породах с тонкой или гладкой корой. Слоевище их обычно имеет вид овальных пятен. Длинная ось такого овального пятна обычно размещена горизонтально. Предполагали, что подобная форма слоевища объясняется ростом ствола в толщину. Но оказалось, что она зависит от формы клеток коры дерева. Если они сильно вытянуты в горизонтальном направлении, то и слоевище вытянуто горизонтально. Если клетки коры одинаковы по длине и ширине, то и слоевище эндофлеодных лишайников приобретает округлую форму.

Слоевище этих лишайников обычно постепенно проникает в кору дерева. Первыми по маленьким трещинкам, которые возникают в результате роста дерева в толщину, проникают вглубь гифы микобионта. А через некоторое время туда же проталкиваются и клетки водорослей, которые из округлых временно становятся удлиненными. С появлением водоросли начинается быстрый рост лишайника в ширину и дальнейшее проникновение эндофлеодного слоевища в более глубокие слои коры. Через некоторое время развиваются и плодовые тела, которые у всех эндофлеодных лишайников расположены на поверхности коры дерева.

Обычно гифы эндофлеодных лишайников растут между мертвыми клетками коры, расщепляя их на небольшие участки. Способны ли гифы пробивать оболочку клеток коры дерева, пока еще неизвестно. Однако вряд ли можно допустить, чтобы гифы, проникая внутрь только по трещинкам в коре, могли образовывать столь оформленные слоевища. Трудно также объяснить разделение пробки коры на небольшие участки только механическим воздействием. Скорее всего гифы лишайника оказывают на коровые клетки дерева и химическое воздействие. К этому выводу приводят некоторые наблюдения. Например, в местах контакта гиф лишайника с клетками коры были обнаружены повреждения оболочек клеток пробки, а в некоторых случаях и вообще деформированные одревеснелые оболочки. Кроме того, в этих оболочках очень часто отсутствовала окраска, характерная для лигнина. Поэтому ученые допускают мысль, что гифы лишайников, растущих на коре деревьев и кустарников, обладают целлюлозолитической способностью и содержат ферменты, расщепляющие клетчатку.

Иногда типично эндофлеодные лишайники долго остаются полностью погруженными в субстрат, но с изменением условий освещения становятся поверхностными. Большей частью эти изменения зависят от характера коры. Так, эндофлеодные слоевища лишайников, развивающиеся в тонкой коре ясеня, в условиях хорошего освещения начинают выступать из более глубоких слоев и становятся почти полностью поверхностными. Значит, один и тот же лишайник может быть эндо- и эпифлеодным.

Еще одна чрезвычайно интересная группа накипных лишайников — это лишайники с шаровидной формой слоевища. Они широко известны под названием кочующих лишайников. Встречаются кочующие лишайники в засушливых областях земного шара, в равнинных и горных степях, пустынях и иногда в предгорных районах. Слоевище у них комковато-шаровидной формы (табл. 50) и не прикреплено к субстрату. Такие комочки свободно лежат на поверхности почвы, и ветер или животные переносят их с места на место как маленькие перекати-поле. Форма комочков может быть самой разнообразной — от округлой до угловатой, лепешковидной и неправильной. Их поверхность бывает складчатой, бородавчатой, чешуйчатой или покрыта сосочковидными выростами. Кочующий образ жизни в засушливых условиях привел к развитию у этих лишайников толстого и плотного корового слоя. Но на поверхности этого слоя можно заметить небольшие беловатые углубления, называемые п с е в д о ц и ф е л л а м и. Это органы газообмена — разрывы коры, через которые воздух проникает внутрь слоевища. Обычно в сердцевинном слое этих лишайников между гифами скапливаются кристаллы окисла кальция.

Эти лишайники, главным образом представителей рода аспицилия (Aspicilia), иногда называют также «лишайниковой манной». Когда-то в пустынных областях в голодные годы их добавляли в пищу. В наше время алжирские крестьяне нередко используют эти лишайники как корм для овец.

ЛИСТОВАТЫЕ ЛИШАЙНИКИ

Слоевище листоватых лишайников имеет вид листовидной пластинки, горизонтально распростертой на субстрате. Наиболее характерна для него округлая форма, которая обусловлена горизонтально-радиальным ростом гиф. В начале образования слоевища гифы листоватых лишайников растут от одного зачатка по радиусам окружности. У взрослых растений также наблюдается краевой рост гиф. Обычно молодые слоевища имеют правильную округлую форму, но позднее они начинают неравномерно разрастаться и форма их делается неправильной. Обычно форма слоевища определяется характером субстрата. Чем ровнее его поверхность, тем более правильную округлую форму имеют слоевища листоватых лишайников.

Наиболее простое слоевище листоватых лишайников имеет вид одной крупной округлой листовидной пластинки, достигающей в диаметре 10—20 *см*. Такая пластинка нередко бывает плотной, кожистой, окрашенной в темно-серый, темно-коричневый или черный цвет (рис. 292). Слоевище, состоящее из одной листовидной пластинки, носит название м о н о ф и л ь н о г о. Монофильное пластинчатое слоевище обычно прикрепляется к субстрату только в своей центральной части с помощью толстой короткой ножки, называемой г о м ф о м (рис. 292, *2а*). Такой формой слоевища обладают представители рода умбиликария (Umbilicaria) и некоторые виды рода дерматокарпон (Dermatocarpon). Это ксерофитные формы, широко встречающиеся на скалах в Арктике, Антарктике и высокогорьях. Толстые плотные кожистые слоевища этих лишайников, надежно прикрепленные к поверхности субстрата толстой короткой ножкой, легко переносят действие сильных ветров, снежные бури, ураганы и могут существовать длительные периоды без воды. Иногда такие слоевища состоят не из одной, а из нескольких листовидных пластинок, и тогда их называют п о л и ф и л ь н ы м и (табл. 42, *3*,*4*,*5*).

Нередко пластинчатое слоевище бывает по краям выемчато вырезано или рассечено на широкие доли. Примером могут служить круп-

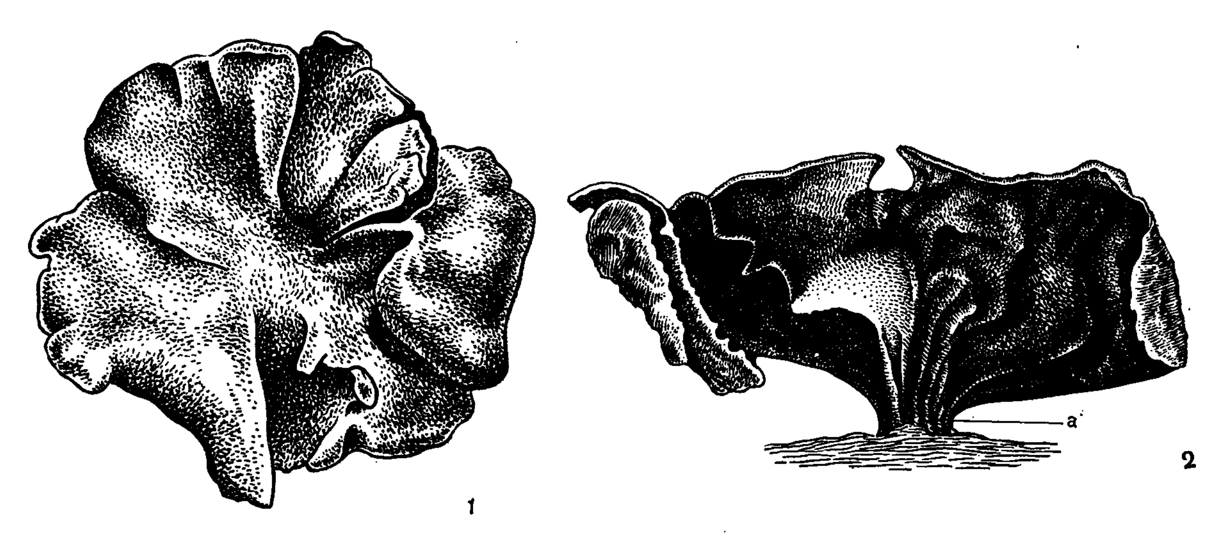


Рис. 292. Монофильное пластинчатое слоевище: *1* — вид слоевища сверху; *2* — вид слоевища сбоку. *а* — гомф.

нолистоватые слоевища видов рода пельтигера (Peltigera), которые нередко встречаются в лесах на почве среди мха или на основаниях стволов деревьев, поросших мхом (табл. 42, *3*). Во влажных старых тенистых лесах на стволах деревьев или мшистых скалах растут причудливо вырезанные крупнолистоватые слоевища лобарий (Lobaria) и стикт (Sticta, табл. 47, *1,4*). Эти лишайники обычно довольно рыхло прикрепляются к субстрату всей своей нижней поверхностью, свободными остаются лишь приподнимающиеся кверху края.

Более сложным по строению является листоватое слоевище, рассеченное на множество мелких лопастей. Эти лопасти бывают самого разного размера и формы: узкими и широкими, слабо- и сильноветвистыми, плоскими и выпуклыми, тесно сомкнутыми и разделенными, налегающими друг на друга своими краями или строго отграниченными (табл. 47). Как правило, они собраны в округлые розетки, но иногда образуют слоевища неопределенных, бесконечно разнообразных форм — по внешнему облику они напоминают искусно сплетенные кружева, окутывающие разноцветным чехлом стволы и ветви деревьев (табл. 42, *6*).

Характерной особенностью листоватого слоевища лишайников является его дорсовентральное строение, при котором верхняя поверхность отличается по строению и окраске от нижней. Например, у представителей рода пельтигера (Peltigera) верхняя сторона слоевища сероватая или серовато-коричневатая, гладкая или слегка шероховатая, а нижняя — беловатая, розоватая, в центре нередко черно-серая, войлочная, с многочисленными жилками и лохматыми тяжами прикрепительных гиф. У видов рода гипогимния (Hypogymnia) верхняя сторона гладкая, серая, а нижняя — черная. У лишайника солорина скортея (Solorina scortea) слоевище сверху окрашено в серовато-коричневый цвет, а снизу — в яркий, красновато-оранжевый (табл. 42, *4*).

Верхняя поверхность слоевища листоватых лишайников бывает ровной, волнистой, ямчатой, голой, глянцевитой или матовой, нередко шероховатой, неровной, покрытой бугорками, бородавочками. Иногда на ней имеются различной формы выросты, реснички, образующие опушение или войлочный налет.

Нижняя поверхность также разнообразна по своему строению, но ее характерной особенностью является то, что она почти всегда образует особые органы, с помощью которых листоватый лишайник прикрепляется к субстрату. В отличие от накипных лишайников, слоевище которых целиком плотно срастается с субстратом, листоватые лишайники обычно довольно рыхло с ним связаны и в большинстве случаев могут быть легко от него отделены. Только очень немногие виды, например представители рода гипогимния, прикрепляются к субстрату прямо нижним коровым слоем. Но и в таком случае не происходит плотного срастания субстрата и всей нижней поверхности лишайника — слоевище прикрепляется отдельными участками нижней поверхности. У огромного большинства листоватых лишайников на нижней стороне слоевища образуются особые органы прикрепления — ризоиды, ризины или гомф. Они образуются тяжами гиф и отличаются друг от друга анатомическим строением. У видов рода анция (Anzia), распространенных в тропических и субтропических областях Азии, Америки, Австралии и Океании, а в СССР встречающихся на Дальнем Востоке, образуется губчатое под-

слоевище, с помощью которого эти лишайники прикрепляются к субстрату (рис. 290, *а*).

Листоватые лишайники по сравнению с накипными являются значительно более высокоорганизованными формами. В эволюционном отношении оказалось выгодным отделение слоевища от субстрата. Между ними появился небольшой промежуток, и это дало целый ряд преимуществ. Во-первых, в нем заключена прослойка воздуха, способствующая лучшему газообмену внутренних слоев слоевища. Во-вторых, там дольше задерживается влага, благодаря чему слоевище более длительное время может находиться во влажном состоянии. В-третьих, в узком пространстве между поверхностью субстрата и слоевищем обычно задерживаются различные органические и неорганические вещества, которые могут быть использованы растением.

Но, с другой стороны, отделившись от субстрата, лишайник обрек себя на массу неудобств. Он стал более уязвим по отношению к факторам внешней среды — действию ветра, ударам дождя и снега, нападению животных и т. д. И прежде всего оказалась незащищенной нижняя поверхность лишайника.

Прогрессивная роль отделения лишайника от поверхности, на которой он рос, состояла в усложнении анатомической структуры слоевища и развитии особых органов прикрепления. Прежде всего на слоевище появился нижний коровой слой, обычно отсутствующий у накипных форм лишайников. Огромное большинство листоватых лишайников имеет на нижней стороне слоевища хорошо развитый коровой слой. Исключение составляют крупнолистоватые слоевища пельтигеры. Нижняя поверхность этих лишайников выстлана рыхлорасположенными сердцевинными гифами, которые образуют также длинные пучки ризоидальных тяжей, проникающих в субстрат. Эти лишайники обычно растут на почве, среди мхов. Своеобразное строение нижней поверхности, отсутствие нижнего корового слоя позволяют этим растениям лучше и быстрее втягивать влагу из влажных дерновинок мхов.

Однако отделение слоевища от субстрата привело не только к образованию корового слоя на нижней стороне лишайников, но и к усложнению анатомической структуры всего слоевища. В отличие от накипных лишайников у листоватых форм в слоевищах существует четкая дифференциация анатомических слоев. Как правило, под микроскопом на поперечных срезах таких слоевищ можно различить 4 хорошо дифференцированных слоя: верхний коровой слой, слой водорослей, сердцевину и нижний коровой слой. Особенно большого разнообразия у листоватых лишайников достигает структура коровых слоев, которые выполняют здесь не только защитную, но и укрепляющую роль.

Среди листоватых лишайников также встречаются неприкрепленные, кочующие формы. В степях юга и юго-востока нашей страны и в Монголии на поверхности почвы обычно можно встретить свободнолежащие зеленовато-черные слоевища пармелии блуждающей (Parmelia vagans, табл. 50). Они не прикреплены к субстрату и свободно переносятся ветром с места на место. В горных тундрах Сибири и Чукотки на сухих горных склонах и пологих сопках обитает другой очень красивый кочующий лишайник цетрария Ричардсона (Cetraria richardsonii, табл. 47, *2*). Темно-коричневые слоевища его в сухом состоянии сжимаются и свертываются в комки, которые, как миниатюрные перекати-поле, кочуют с помощью ветра с места на место.

КУСТИСТЫЕ ЛИШАЙНИКИ

Слоевище кустистых лишайников имеет вид прямостоячего или повисающего кустика, реже неразветвленных прямостоячих выростов.

По организационному уровню кустистые лишайники представляют высший этап развития слоевища.

В отличие от накипных и листоватых форм лишайников, для которых характерен горизонтальный рост гиф, у кустистых лишайников наблюдается вертикально направленный рост гиф и верхушечный рост слоевищ. Это позволяет кустистым лишайникам путем изгибов веточек в разные стороны занимать наилучшее положение, при котором водоросли могут максимально использовать свет для осуществления фотосинтеза. Эти лишайники обычно прикрепляются к субстрату только небольшим участком нижней части слоевища. Прямостоячие напочвенные кустистые лишайники чаще всего прикрепляются к почве тонкими нитевидными ризоидами. Прикрепление повисающих слоевищ кустистых лишайников к коре дерева или поверхности скал происходит с помощью псевдогомфа. Последний имеет вид короткой ножки, расширенной на конце в небольшую пяточку (рис. 293); он напоминает по внешнему виду гомф листоватых лишайников, но отличается от него анатомическим строением. Редкое исключение среди кустистых лишайников составляет антарктический лишайник гимантормия траурная (Himantormia lugubris). Слоевище его, имеющее вид черных, как бы мертвых кустиков с разбросанными белыми пятнами, прикрепляется к скалам с помощью подслоевища (табл. 49, *4*).

Слоевища кустистых лишайников могут быть разных размеров. Высота самых маленьких составляет всего несколько миллиметров, а наиболее крупных 30 — 50 *см*. Повисающие слоеви-

ща кустистых лишайников иногда могут достигать колоссальных размеров. Так, длина одного из эпифитных лишайников — уснеи длинной (Usnea longissima), свисающей в виде бороды с ветвей лиственниц и кедров в таежных лесах, составляет 7 — 8 *м* (табл. 49, *8*).

Слоевища кустистых лишайников чрезвычайно разнообразны по форме. Наиболее простые имеют вид отдельных прямостоячих неразветвленных выростов. Ярким примером может служить слоевище тамнолии (Thamnolia, табл. 48, *3*). В тундрах Крайнего Севера или высокогорного пояса на почве среди дерновинок мхов и лишайников нередко можно встретить в беспорядке разбросанные молочно-белые или бледно-розоватые заостренные на конце палочки. Эти простые, вертикально растущие палочки, напоминающие по виду маленькие пики, представляют собой слоевище арктоальпийского лишайника тамнолии червеобразной (Thamnolia vermicularis, табл. 51). Но чаще кустистые лишайники бывают разветвленными и образуют слоевище в виде густых компактных дерновинок (табл. 48; 49, *1*, *2*, *4*, *6*, *7*). Такой формой слоевища обладают очень многие лесные и тундровые напочвенные лишайники. В сухих сосновых борах, в северных и высокогорных тундрах нередко можно наблюдать на поверхности почвы сплошные разноцветные ковры, образованные дерновинками кустистых лишайников. Кустистые слоевища эпифитных лишайников обычно имеют вид лохматого кустика. Но иногда их лопасти бывают очень тонкими, сильно вытянутыми, почти нитевидными. Такие слоевища напоминают по внешнему облику длинные седые или черные бороды (табл. 49, *8*).

Среди кустистых лишайников различают слоевища с плоскими и округлыми лопастями. Более примитивным типом строения является слоевище с плоскими лопастями. Эти слоевища ближе всего стоят к листоватым лишайникам, среди них имеются многочисленные переходные формы между листоватыми и кустистыми слоевищами. Как и у листоватых лишайников, у кустистых слоевищ с плосколинейными лопастями нередко наблюдается дорсовентральное строение. Примером может служить широко известная цетрария исландская — характерный представитель напочвенных лишайников сосновых лесов, болот и северных тундр (табл. 48, *5*). Слоевище этого кустистого лишайника имеет вид рыхлой дернинки высотой до 10 *см* и образовано плоскими, местами желобчато свернутыми лопастями. Верхняя поверхность этих лопастей коричневая или зеленовато-коричневая, блестящая. Нижняя поверхность окрашена светлее, она светло-коричневая, почти до белой, с многочисленными белыми пятнышками, разрывами коры, которые служат для проникновения воздуха. Но, в отличие от листоватых лишайников, на поперечном срезе этих лопастей можно различить уже не четыре, а пять анатомических слоев. Помимо верхнего и нижнего коровых слоев, слоя водорослей и сердцевины, у этого лишайника имеется еще один слой водорослей, расположенный над нижней корой слоевища. Таким образом, уже у кустистых лишайников с плосколинейными лопастями благодаря вертикальному росту слоевища происходит увеличение поверхности, занятой водорослями, что способствует более интенсивному процессу фотосинтеза.

Далее в эволюционном развитии кустистых лишайников намечается переход к радиальной структуре слоевища, как наиболее выгодной для лишайника. В цилиндрических лопастях водоросли располагаются по окружности и тем самым достигаются равномерность их освещения со всех сторон и максимальное увеличение ассимиляционной поверхности слоевища. Переход от плосколинейной структуры лопастей

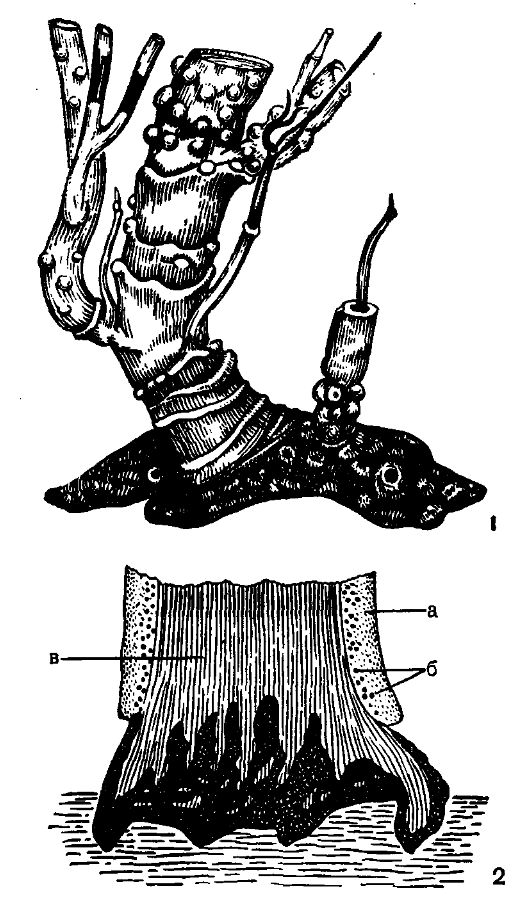


Рис. 293. Псевдогомф:

1 — общий вид псевдогомфа у нейропогона (Neuropogon); 2 — анатомическое строение псевдогомфа: *а* — коровой слой, *б* — клетки водорослей, *в* — сердцевинные гифы.

к радиальной происходит прежде всего через свертывание плоских лопастей в трубочки. Такого типа лопасти можно наблюдать у напочвенного кустистого лишайника цетрарии клубочковой (Cetraria cucullata), характерного обитателя северных и горных тундр. Ярко-желтое или бледно-зеленовато-желтое слоевище его образовано желобчато свернутыми, почти трубчатыми лопастями (табл. 48, *1*). У более продвинутых в эволюционном отношении кустистых лишайников лопасти слоевища становятся угловато-округлыми и теряют свое дорсовентральное строение. Верхняя и нижняя поверхности этих лопастей одинаково окрашены и аналогичны по своему строению. Но, несмотря на радиальную анатомическую структуру, по форме эти лопасти не цилиндрические, а слегка сдавленные, почти до плоских и лишь в некоторых участках округлые. Лопасти такой формы имеет, например, широко распространенный эпифитный лишайник летария (Letharia thamnodes), напочвенные лишайники рода алектория (Alectoria ochroleuca) и некоторые другие (табл. 49).

Своеобразной переходной формой между листоватыми и кустистыми лишайниками являются слоевища видов рода кладония (Cladonia) — широко распространенных напочвенных кустистых лишайников. По своему строению эти слоевища считаются уже радиально-кустистыми. У большинства представителей рода кладония тело образовано двумя типами слоевищ: горизонтальным — чешуйчатым, реже бородавчатым и вертикальным — различной формы выростами или кустиками, растущими вверх от чешуек (табл. 48,*2*, *4*, *6*). При образовании слоевища у кладонии сначала вырастают горизонтальные чешуйки. Эти чешуйки, достигающие обычно в диаметре от 2 до 5 *мм*, но иногда имеющие вид небольших листиков диаметром до 10 — 20 *мм*, сверху зеленоватые, снизу беловатые или желтоватые, собраны в небольшие дерновинки. По анатомическому строению они обычно трехслойные. В них можно различить верхний коровой слой, слой водорослей и сердцевину. Спустя некоторое время на поверхности или по краям этих чешуек появляются вертикально направленные выросты, которые называют п о д е ц и я м и. Форма подециев чрезвычайно разнообразна. Они могут быть простыми, неразветвленными, иметь вид шиловидных или роговидных выростов (рис. 294, *1*,*2*). Часто они на конце расширены в виде бокалов (рис. 294, *3*). Такие кубковидные подеции называют с ц и ф а м и. Иногда из центра такого бокальчика вырастает еще один, а из него, в свою очередь, следующий, и таким образом развиваются как бы многоэтажные подеции, образованные сцифами, растущими один из

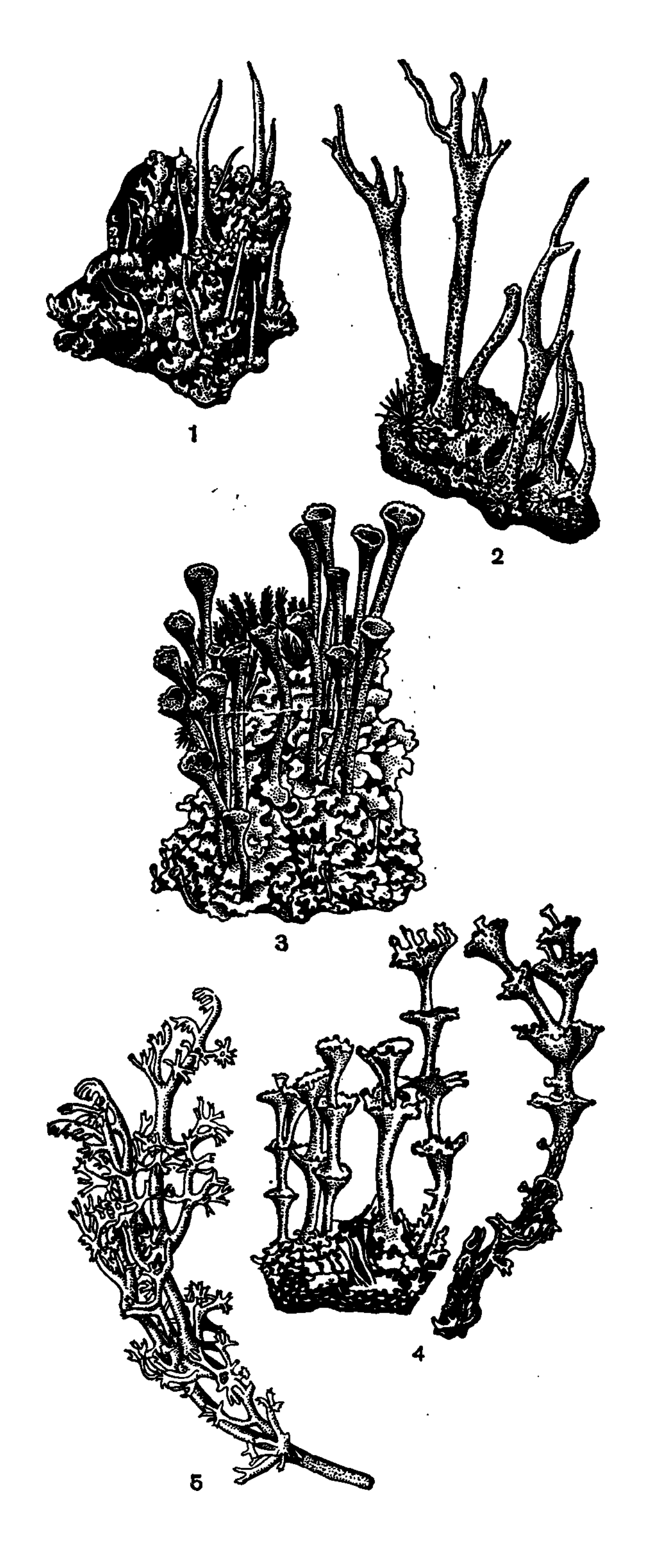


Рис. 294. Различные типы подециев у лишайников из рода кладоний:

1 — шиловидные подеции Cladonia coniocraca; *2* — роговидные подеции Cladonia subulata; *3* — кубковидные подеции (сцифы) Cladonia fimbriata; *4* — пролифицирующие сцифы Cladonia verticillata; *5* — разветвленные подеции Cladonia sylvatica.

другого (рис. 294, *4*). Нередко подеции бывают сильно разветвленными и имеют вид кустика (рис. 294, *5*). Такая форма подециев, например, очень характерна для группы кладоний, которую называют ягелем или оленьим мхом. Этими лишайниками на Севере питаются олени. Общее количество лишайников, поедаемых оленями, составляет не менее 50 видов. Но особенно олени предпочитают кладонии. Среди них наиболее «любимыми» являются кладония приальпийская (Cladonia alpestris), кладония оленья (C. rangiferina), кладония лесная (C. sylvatica) и кладония мягкая (C. mitis). У этих видов, в отличие от других кладоний, горизонтальное слоевище не чешуйчатое, а бородавчатое и рано исчезает. И слоевище этих лишайников фактически состоит лишь из одних подециев, сильно разветвленных и образующих довольно крупные дернинки.

Подеции кладоний округлые в сечении и имеют радиальную анатомическую структуру. Снаружи в них можно различить коровой слой, далее слой водорослей, расположенный по окружности, а внутри подеция — сердцевину. Но нередко эти анатомические слои бывают нечетко выражены или вовсе не развиты. Так, например, у группы ягелей на поверхности подециев никогда не развивается коровой слой, их поверхность образована рыхлорасположенными сердцевинными гифами (рис. 295). У многих видов кладоний коровой слой развит на поверхности подециев в виде отдельных островков. Слой водорослей также не является непрерывным, а состоит из отдельных разбросанных группок водорослей. Сердцевина подециев, примыкающая к зоне водорослей, обычно образована рыхлорасположенными гифами, а далее по направлению к центру имеет аморфное строение и состоит из плотно склеенных гиф. У большинства видов кладоний в центре подециев образуется внутренняя полость, не заполненная сердцевинной тканью.

Из лишайников, лопасти которых имеют типично радиальную структуру, можно назвать виды рода уснея (Usnea) и многие виды рода алектория (Alectoria). Лопасти этих лишайников, как правило, округлые, тонкие и сильно вытянутые. Чаще всего они образуют длинные, повисающие слоевища в виде редких бледно-зеленых, серых и буро-черных «бород» (табл. 49, *7*, *8*). На поперечном разрезе округлых лопастей этих лишайников можно различить снаружи плотный, хорошо развитый коровой слой, под ним расположен слой водорослей, а центральная часть занята сердцевиной. Причем у алекторий сердцевина однородная, она образована беспорядочно рыхло расположенными гифами. Но у усней происходит дальнейшее усложнение анатомической структуры слоевища. Сердцевина этих лишайников неоднородна, в ней можно различить периферическую часть, состоящую из рыхлорасположенных гиф, и центральную часть, образованную продольно идущими, плотно склеенными гифами. Эти склеенные между собой толстостенные гифы, расположенные параллельно оси лопастей, образуют так называемый центральный, или осевой, тяж. Осевой тяж придает прочность тонким и сильно вытянутым лопастям этих лишайников (рис. 296).

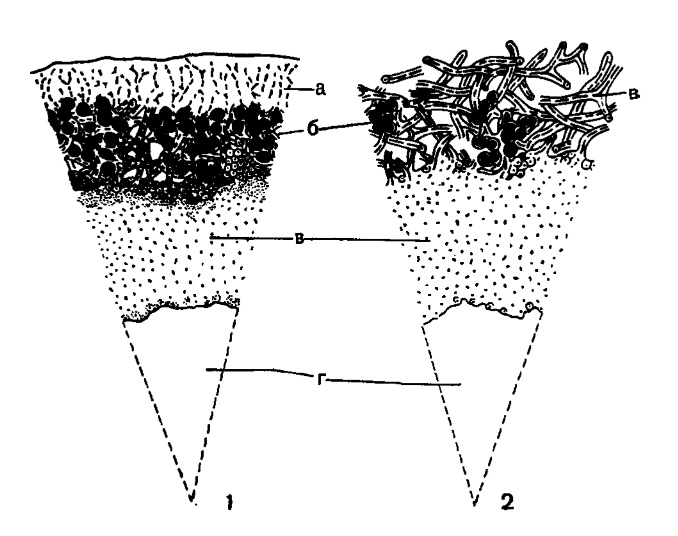


Рис. 295. Секторы поперечных разрезов через подеции кладоний:

1 — Cladonia furcata; *2* — Cladonia rangiferina. *а* — коровой слой, *б* — слой водорослей, *в* — сердцевина, *г* — центральная полость.

Интересно, что в Антарктике наиболее широко распространенными кустистыми лишайниками являются виды рода нейропогон (Neuropogon). Этот род очень близок к уснеям, его представители также имеют округлые лопасти с осевым тяжем в центральной части.

Желтовато-зеленоватое, местами зачерненное слоевище этих лишайников имеет вид сильно разветвленного компактного кустика высотой 2—10 *см*, плотно прикрепляющегося к субстрату расширенной пяточкой псевдогомфа (табл. 49,*6*). Благодаря морфологическим особенностям строения слоевищ эти лишайники хорошо приспособились к жизни в условиях холодных пустынь Антарктики. Механический тяж, придающий прочность и устойчивость ветвям, и прочное прикрепление к поверхности скал посредством псевдогомфа позволяют этим прямостоячим кустистым слоевищам хорошо противостоять постоянным сильным антарктическим ветрам.

Зачерненные местами ветви этих лишайников и их черные плодовые тела хорошо притягивают тепловые лучи, что также является важной морфологической особенностью для рас-

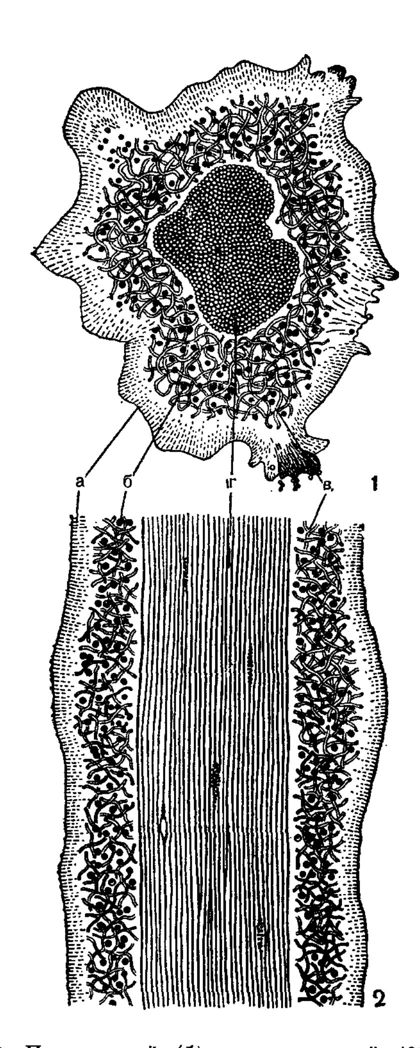


Рис. 296. Поперечный (*1*) и продольный (*2*) разрезы через лопасть кустистого лишайника уснея (Usnea):

а — коровой слой; *б* — клетки водорослей; *в* — периферическая часть сердцевины, состоящая из рыхлорасположенных гиф; *г* — центральная часть сердцевины — осевой тяж.

тений, живущих в условиях ледяных пустынь. Виды рода нейропогон играют значительную роль в растительном покрове Антарктики. В прибрежных районах в некоторых местах на скалах они образуют сплошные заросли, иногда к ним присоединяются другие лишайники и мхи, и тогда они образуют сообщества растений, сплошь покрывающие субстрат.

В Антарктике широко распространена своеобразная стелющаяся форма кустистых лишайников, представленная в этом районе видами рода алектория. Темно-коричневые, почти черные слоевища этих лишайников, состоящие из округлых, местами деформированных лопастей, горизонтально распростерты на поверхности скал и мелких камней. Это типично ветроустойчивая форма кустистых лишайников: здесь слоевища не только плотно прижимаются к субстрату, но каждая веточка такого слоевища на своем протяжении в нескольких местах еще прикрепляется к скалам маленькими пяточками. Лопасти этих стелющихся лишайников имеют множество вторичных веточек, а все слоевище напоминает по внешнему виду плотную корку, состоящую из клубков перепутанных деформированных округлых лопастей. Морфологические особенности этих лишайников позволяют им хорошо приспособиться к жизни в условиях ледяного континента. Кустистые виды алектории со стелющейся формой слоевища чрезвычайно широко распространены в Антарктике; они встречаются не только в прибрежных, более благоприятных районах, но и заходят в глубину материка, поднимаются высоко в горы, где условия для жизни растений особенно суровы. Эти лишайники были найдены в крайних пределах существования растительности на земном шаре, всего в 500 *км* от Южного полюса.

Иногда у крупных кустистых лишайников в условиях тундр и высокогорий развиваются добавочные прикрепительные органы, с помощью которых они прирастают к листьям осок, злаков, к веточкам карликовых берез и другим кустарничкам. Эти добавочные органы прикрепления, называемые гаптерами, могут возникнуть из любой части слоевища. Например, у цетрарии исландской они нередко развиваются из ресничек, окаймляющих края лопастей (табл. 48, *5*). Если слоевище цетрарии исландской растет вблизи веточки какого-нибудь кустарника, листа злака, мха или даже слоевища другого лишайника и одна из его ресничек долгое время находится в соприкосновении с ними, то такая ресничка начинает вытягиваться и на ее конце возникает плоская пластиночка. С помощью этой пластиночки лишайник прикрепляется к растущему по соседству растению. Причем развитие гаптер и прикрепление слоевища к новому субстрату происходят довольно быстро. Обычно для их формирования достаточно одного вегетационного периода. Таким образом лишайники в суровых условиях северных и высокогорных тундр предохраняют себя от отрыва сильными ветрами и бурями.

АНАТОМИЯ СЛОЕВИЩА ЛИШАЙНИКОВ

У лишайников в зависимости от анатомического строения различают два типа слоевищ: 1) гомеомерное слоевище, когда водоросли разбросаны по всей толще слоевища; 2) гетеромерное слоевище, когда водоросли образуют в слоевище обособленный слой.

Более примитивным считается слоевище гомеомерного строения. Если рассмотреть попе-

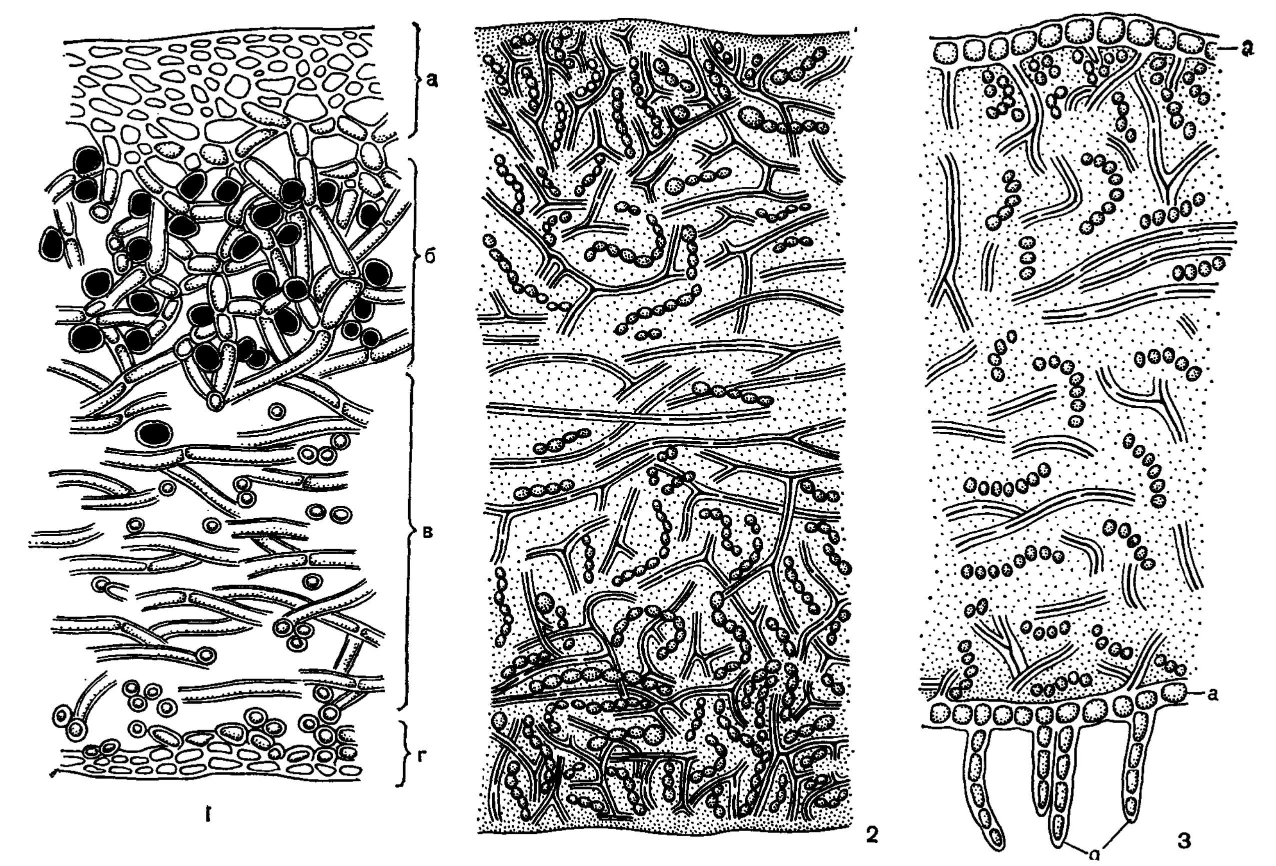


Рис. 297. Анатомическое строение слоевища лишайников:

1 — гетеромерное слоевище (*а* — верхний коровой слой, *б* — слой водорослей, *в* — сердцевина, *г* — нижний коровой слой); *2* — гомеомерное слоевище слизистого лишайника коллема (Collema flaccidum); *3* — гомеомерное слоевище слизистого лишайника лептогиум (Leptogium saturninum) (*а* — коровой слой с верхней и нижней стороны слоевища, *б* — ризоиды).

речный срез такого слоевища под микроскопом, то хорошо видно, что оно образовано беспорядочными переплетениями гиф гриба, среди которых разбросаны отдельные клетки или нити водорослей (рис. 297, *2*, *3*). Такое строение наиболее характерно для тех лишайников, фикобионтом которых являются сине-зеленые водоросли — носток, глеокапса и некоторые другие. Эти лишайники образуют группу, известную под названием слизистых лишайников. У лишайников, которые имеют фикобионтом зеленые водоросли, слоевище гомеомерного строения встречается очень редко, лишь у наиболее примитивных накипных форм.

Слоевища слизистых лишайников в сухом состоянии имеют вид темных или даже черных твердых и хрупких корок или пленок. Но они обладают одной интересной особенностью — способностью впитывать огромное количество воды, в 20 — 30 раз превышающее их собственную массу. При увлажнении они сильно разбухают, ослизняются, приобретают характер студня или желе и становятся оливково-зелеными или грязно-зелеными. Примером может служить влажное слоевище слизистого лишайника лептогиума (Leptogium saturninum), изображенное на цветной таблице 47. Во внешнем облике этих лишайников имеется много общего с некоторыми свободноживущими водорослями. Например, у видов рода коллема (Collema), типичных представителей слизистых лишайников, форма и цвет слоевища очень напоминают черные пленки колоний свободноживущей водоросли носток. Иногда кажется, что в таких слоевищах не грибные гифы образуют переплетения, среди которых разбросаны нити водорослей, а просто в колонии водорослей проникли гифы гриба. Действительно, на формирование внешнего облика этих слоевищ оказывают большое влияние морфологические особенности их фикобионта — сине-зеленых водорослей. Для клеток этих водорослей чрезвычайно характерны слизистые желатинные образования, которые формируются чаще всего в результате ослизнения толстых оболочек клеток или как продукт выделения их содержимого. До последнего времени даже считали, что сине-зеленые водоросли пол-

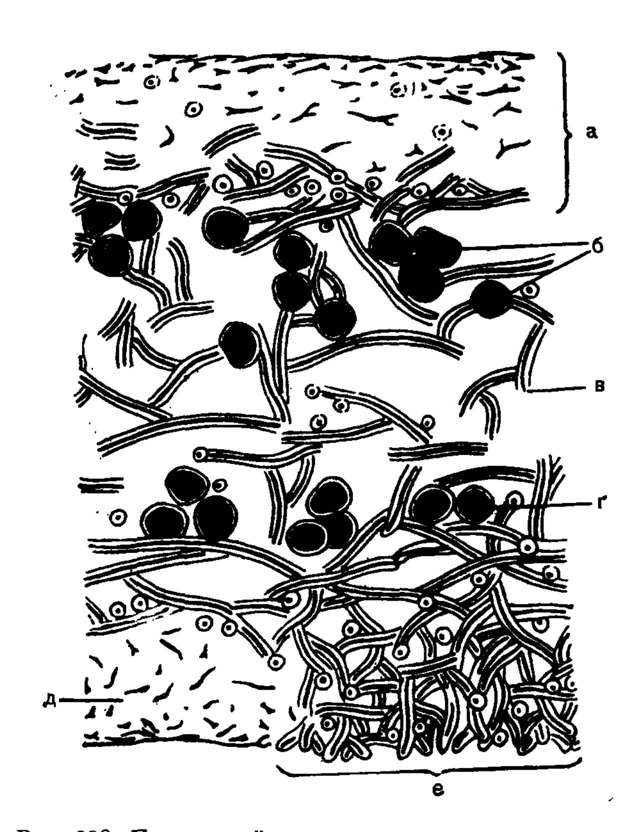


Рис. 298. Поперечный разрез через лопасть кустистого лишайника цетрарии исландской (Cetraria islandica):

а — верхний коровой слой, *б* — верхний слой водорослей, *в* — сердцевина, *г* — нижний слой водорослей, *д* — нижний коровой слой, *е* — псевдоцифелла.

ностью определяют форму слоевища у большинства слизистых лишайников. Однако поляризационно-оптические исследования, проведенные в последние годы, показали, что слизистая масса этих слоевищ образована не только водорослью, но и грибом. Значительная часть желатина этих лишайников продуцируется грибным компонентом. Гриб определяет размеры слоевища, формирует лопасти и основные детали общего вида.

Среди слизистых лишайников встречаются как накипные, так и листоватые и кустистые формы. Но, в отличие от других лишайников, у слизистых усложнение морфологического строения почти не приводит к анатомическим преобразованиям в слоевище. Как у накипных, так и у более высокоразвитых листоватых и кустистых форм этих лишайников структура слоевища гомеомерная, т. е. водоросли всегда разбросаны по всей толще слоевища. Лишь у видов рода лептогиум (Leptogium) — высокоорганизованных форм слизистых лишайников — с верхней и нижней стороны слоевища имеется однослойный крупноклеточный коровой слой (рис. 297, *3*). У наиболее эволюционно продвинутых представителей этого рода все слоевище целиком состоит из крупноклеточной ткани, но среди этих клеток разбросаны в беспорядке нити ностока.

Слизистые лишайники насчитывают небольшое число видов, всего 750, что составляет только 3% от общего числа всех известных видов лишайников. Сравнительно небольшое количество этих лишайников, по-видимому, можно объяснить более поздним вовлечением сине-зеленых водорослей в процесс образования слоевища лишайников. Но также возможно, что захват грибом сине-зеленых водорослей был менее успешным по сравнению с зелеными водорослями. В силу особенностей строения сине-зеленых водорослей, нередко собранных в колонии и обладающих плотными, богатыми слизью оболочками, эти водоросли оказались более трудным объектом для гриба при установлении с ними контакта и при построении слоевища. Безусловно, при захвате этих водорослей и их передвижении гриб испытывает гораздо больше трудностей, чем с одноклеточными и другими формами зеленых водорослей. Может быть, именно этим можно объяснить и примитивное анатомическое строение слизистых лишайников.

Для остального огромного большинства лишайников характерна гетеромерная структура, при которой в слоевищах можно различить дифференцированные слои. При этом чем сложнее морфологическое строение слоевища лишайника, тем сложнее и его анатомическая структура. У этих растений в ходе эволюции усложнение морфологического строения слоевища шло параллельно усложнению его анатомической структуры. Так, в слоевище накипных лишайников, наиболее примитивных форм, можно различить только три анатомических слоя: к о р о в о й с л о й, с л о й в о д о р о с л е й и с е р д ц е в и н у. Такое же анатомическое строение имеют и некоторые листоватые лишайники, например представители рода пельтигера (рис. 299, *1*). Но у большинства листоватых лишайников, более эволюционно продвинутых форм, в связи с отделением от поверхности субстрата происходит образование еще одного корового слоя — с нижней стороны слоевища. В таких слоевищах можно различить уже четыре слоя: верхний коровой слой, слой водорослей, сердцевину и нижний коровой слой (рис. 297, *1*). У кустистых лишайников с плоскими лентовидными лопастями образуется еще один анатомический слой — слой водорослей с нижней стороны слоевища. У этих лишайников в слоевище можно различить уже пять анатомических слоев: два коровых слоя на верхней и нижней поверхности слоевища, два слоя водорослей, тоже с верхней и нижней стороны лопастей, и сердцевину

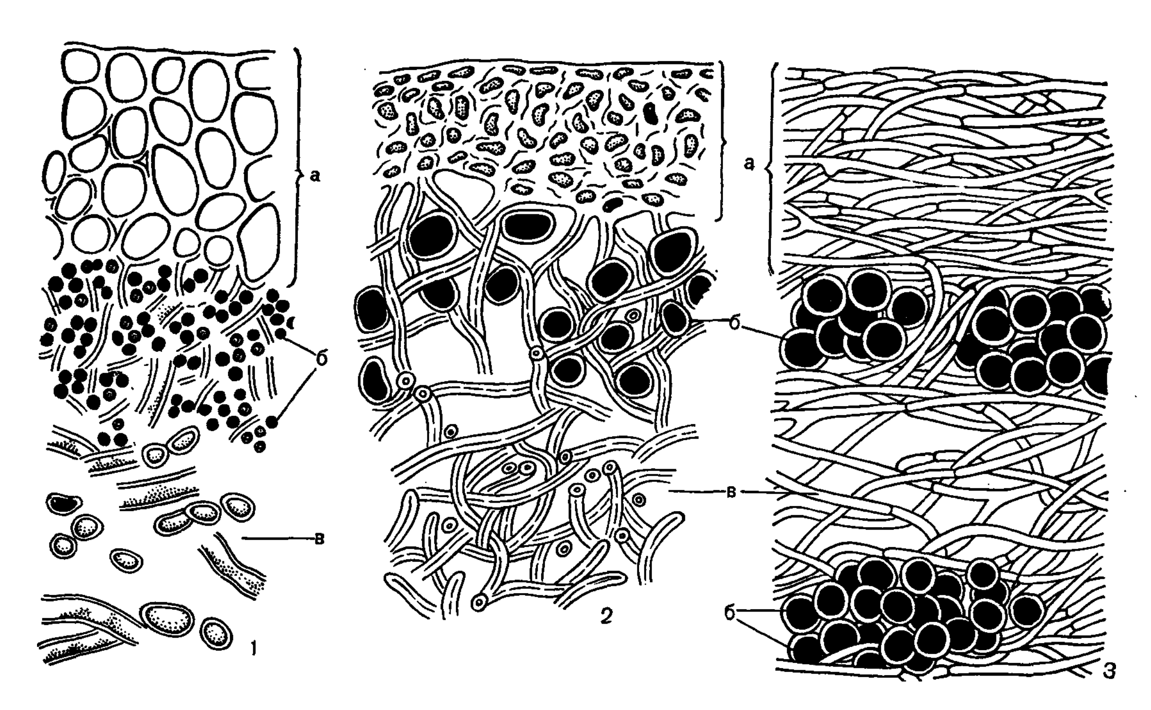


Рис. 299. Строение корового слоя лишайников:

1 — параплектенхимный коровой слой (Peltigera); 2 — прозоплектенхимный коровой слой (Parmelia); 3 — волокнистый коровой слой (Teloschistes). а — коровой слой, б — клетки водоросли, в — сердцевинные гифы.

(рис. 298). И наконец, кустистые лишайники с округлыми лопастями, обладающие наиболее высокоорганизованными слоевищами, имеют радиальную структуру: снаружи лопасти этих лишайников покрыты коровым слоем, под ним расположен слой водорослей, а центральная часть слоевища заполнена сердцевиной (рис. 295).

Каждый из перечисленных анатомических слоев слоевища выполняет в жизни лишайника ту или иную функцию и в зависимости от этого имеет совершенно определенное строение.

Коровой слой играет в жизни лишайника очень важную роль. Он выполняет сразу две функции: защитную и укрепляющую. Он защищает внутренние слои слоевища от воздействия внешней среды, прежде всего водоросли от чрезмерного освещения. Поэтому коровой слой лишайников обычно бывает плотного строения и окрашен в сероватый, коричневый, оливковый, желтый, оранжевый или красноватый цвет.

Коровой слой служит и для укрепления слоевища. Чем выше слоевище поднимается над субстратом, тем более оно нуждается в укреплении. Укрепляющие механические функции в таких случаях нередко выполняет толстый коровой слой. Гифы корового слоя срастаются своими стенками и могут образовывать очень плотные и сложные плектенхимы — клеточные ткани различного строения. Так, например, если срастаются тонкостенные гифы, поделенные поперечными перегородками на одинаковые по ширине и длине клетки, то образуется ткань настоящей клеточной структуры (рис. 299, *1*). Такую ткань называют параплектенхимой. Иногда ее еще называют псевдопаренхимой, так как она по внешнему виду напоминает паренхиму (клеточную ткань) цветковых растений. Однако сходство этих тканей только внешнее, ибо процесс их образования различен. Если паренхима цветковых растений образуется путем последовательного деления одной клетки, то псевдопаренхима лишайников — путем срастания грибных гиф.

У многих лишайников в коровом слое оболочки клеток гиф бывают сильно утолщены, а просветы клеток, заполненные протоплазмой, очень узкими. При срастании таких гиф образуется коровой слой, представляющий сплошную хрящевидную массу, где границы клеток незаметны, а их просветы кажутся почти точками. При этом гифы на своей поверхности выделяют желатин, плотно цементирующий их между собой. Такого типа ткани у лишайников называют прозоплектенхиматическими. Так устроен коровой слой многих кустистых лишайников, например цетрарии исландской, листоватых лишайников рода пармелия и мно-

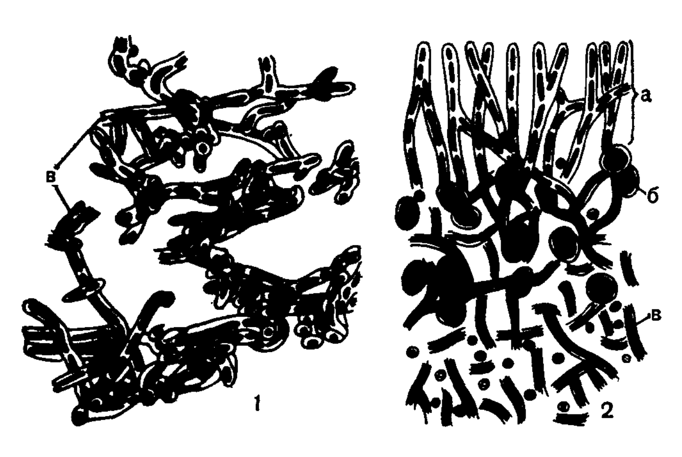


Рис. 300. Расположение гиф в слоевище лишайников:

1 — сердцевинный слой в слоевище анаптихии; *2* — палисадный коровой слой в слоевище тамнолии. *а* — коровой слой, *б* — клетки водорослей, *в* — сердцевинные гифы.

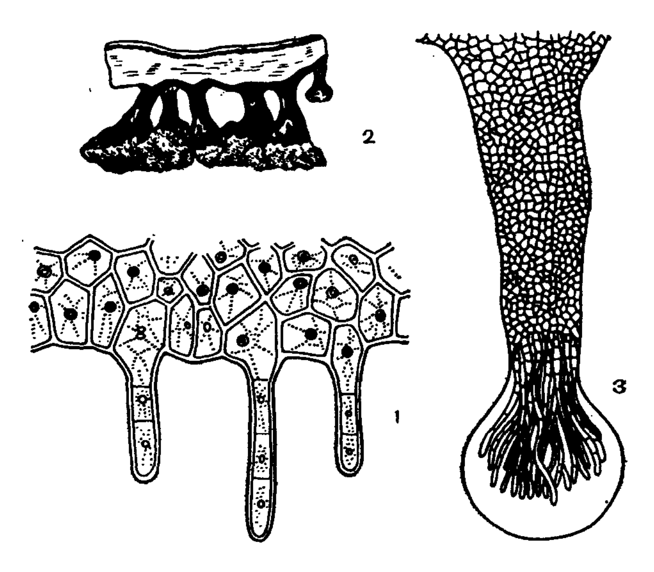


Рис. 301. Органы прикрепления слоевища листоватых лишайников:

1 — нижний параплектенхимный коровой слой с отходящими от него ризоидами (Sticta); *2* — ризины пармелии с прикрепительными пластинками на конце; *3* — ризина с капелькой слизи на конце.

гих других (рис. 299, *2*). Плотный хрящевидный коровой слой этих лишайников не только надежно защищает нижележащие слои водорослей, но и хорошо укрепляет приподнимающееся над землей слоевище.

Реже гифы корового слоя лишайников не срастаются, а лежат свободно параллельно друг другу. При этом они могут образовывать два различных типа корового слоя. Если гифы расположены параллельными рядами перпендикулярно поверхности слоевища, то образуется п а л и с а д н ы й к о р о в о й с л о й (рис. 300, *2*). По внешнему виду он напоминает палисадную клеточную ткань в листьях цветковых растений. Такое строение имеет, например, коровой слой тамнолии (табл. 48, *3*). Во втором случае (например, у уснеи) гифы корового слоя лежат не перпендикулярно, а параллельно поверхности слоевища и имеют вид удлиненных волокон (рис. 299, *3*). Коровой слой такого строения носит название в о л о к н и с т о г о.

В слоевищах лишайников верхний и нижний коровые слои могут быть одинаковыми по окраске и строению, но нередко отличаются друг от друга, особенно у листоватых лишайников, для которых характерно дорсовентральное строение слоевища.

На нижнем коровом слое лишайников обычно образуются органы прикрепления. Иногда они имеют вид очень тонких нитей, состоящих из одного ряда клеток. Эти нити называют р и з о и д а м и. Каждая такая нить берет начало от одной клетки нижнего корового слоя (рис. 301, *1*). Нередко несколько ризоидов соединяются в толстые р и з о и д а л ь н ы е т я ж и. Их можно видеть, например, на нижней стороне крупнолистоватых слоевищ пельтигер. У листоватых лишайников рода пармелия образуются более толстые прикрепительные тяжи, называемые р и з и н а м и (рис. 301, *2*). В образовании ризин принимают участие не только гифы нижнего корового слоя, но и сердцевины. Снаружи они покрыты коровым слоем, а внутри образованы сердцевинными гифами. На самом конце ризины клетки гиф вытягиваются и расходятся в разные стороны, образуя кисточку. Нередко на конце такой кисточки образуется слизистая капелька, с помощью которой слоевище более плотно прикрепляется к субстрату (рис. 301, *3*). Иногда на конце ризины образуется особая прикрепительная пластиночка, которой лишайник, как маленькой подошвой, прикрепляется к поверхности коры дерева или камня.

Как уже отмечалось, у некоторых листоватых лишайников, имеющих вид более или менее округлой листовидной пластинки, слоевище прикрепляется лишь в своей центральной части с помощью короткой ножки — г о м ф а (рис. 292). Гомф — это также вырост нижней поверхности слоевища, и в его образовании принимают участие нижний коровой слой и сердцевина лишайника. Снаружи эта толстая ножка покрыта параплектенхимным коровым слоем, а внутри ее проходят вытянутые сердцевинные гифы. На конце гомфа, на месте прикрепления к субстрату, эти гифы имеют очень толстые темные оболочки и образуют зубцы, с помощью которых слоевище очень плотно прикрепляется к поверхности скал. Некоторые кустистые лишайники, виды родов уснея, нейропогон и др.,

прикрепляются к скалам с помощью псевдогомфа, также имеющего вид короткой расширенной на конце ножки. В отличие от гомфа в образовании псевдогомфа принимает участие только сердцевина лишайников. Псевдогомф образован вытянутыми, склеенными сердцевинными гифами, также образующими на конце темные зубцы, с помощью которых лишайник плотно прикрепляется к субстрату.

В зоне водорослей осуществляются процессы ассимиляции углекислоты и накопление органических веществ. Как известно, для осуществления процессов фотосинтеза водорослям необходим солнечный свет. Поэтому слой водорослей обычно размещается вблизи верхней поверхности слоевища, непосредственно под верхним коровым слоем, а у вертикально стоящих кустистых лишайников еще и над нижним коровым слоем. Слой водорослей чаще всего бывает небольшой толщины, и водоросли размещаются в нем так, что находятся почти в одинаковых условиях освещения. Водоросли в слоевище лишайника могут образовывать непрерывный слой, но иногда гифы микобионта делят его на отдельные участки. Для осуществления процессов ассимиляции углекислоты и дыхания водорослям необходим также нормальный газообмен. Поэтому грибные гифы в зоне водорослей не образуют плотных сплетений, а расположены рыхло на некотором расстоянии друг от друга. Лишь у некоторых пустынных лишайников водоросли окружены плотной грибной тканью клеточного строения, которая защищает их от жаркого и яркого пустынного солнца. Грибные гифы, окружающие водоросли, обычно являются ответвлениями или вершинами гиф сердцевины. Но, в отличие от сердцевинных гиф, они меньшей толщины, обладают более тонкими стенками и часто бывают поделены поперечными перегородками на множество клеток. Иногда, срастаясь, такие гифы образуют в зоне водорослей рыхлые сетчатые переплетения.

Под слоем водорослей расположен сердцевинный слой. Обычно сердцевина по толщине значительно превышает коровой слой и зону водорослей. Особенно мощно она развита по сравнению с другими слоями у накипных лишайников. От степени развития сердцевины зависит толщина самого слоевища.

Основная функция сердцевинного слоя — проведение воздуха к клеткам водорослей, содержащим хлорофилл. Поэтому для большинства лишайников характерно рыхлое расположение гиф в сердцевине (рис. 300, *1*). Воздух, попадающий в слоевище, легко проникает к водорослям по промежуткам между гифами.

Сердцевинные гифы слабоветвисты, с редкими поперечными перегородками, с гладкими, слабожелатинообразными толстыми стенками и довольно узким просветом, заполненным протоплазмой. У большинства лишайников сердцевина белая, так как гифы сердцевинного слоя бесцветны. Хотя на их поверхности, как правило, откладываются кристаллы лишайниковых веществ, но в преобладающем большинстве они бесцветны и не изменяют окраски сердцевины. Если кристаллы лишайниковых веществ окрашены в тот или иной цвет, то в зависимости от этого и сердцевинный слой приобретает золотисто-желтую, кроваво-красную, серую или другую окраску. Лишайниковые вещества обладают одной важной особенностью: они нерастворимы или очень слабо растворимы в холодной воде. Благодаря этому свойству кристаллы, покрывая поверхность сердцевинных гиф, препятствуют их смачиванию. Поэтому даже во влажном слоевище лишайника его сердцевинный слой может частично оставаться сухим и содержать воздух, необходимый для клеток водорослей.

У некоторых кустистых лишайников, слоевище которых далеко отстает от субстрата, сердцевинный слой, помимо проводящей функции, выполняет еще одну — укрепляющую. Как отмечалось, у большинства лишайников укрепление слоевища происходит с помощью корового слоя, который у высокоразвитых кустистых и листоватых форм постепенно становится все более толстым и плотным. Однако дальнейшее развитие в этом направлении могло бы привести к ухудшению нормальных ассимиляционных процессов: очень толстый и плотный коровой слой препятствовал бы проникновению в слоевище воздуха и света. Поэтому в процессе развития кустистых форм происходит постепенное снижение роли корового слоя в укреплении слоевища и образование механической ткани под зоной водорослей, т. е. в сердцевинном слое.

В сердцевинном слое высокоразвитых кустистых лишайников возникают тяжи, которые расположены вдоль ветвей слоевища и состоят из толстостенных, плотно сросшихся друг с другом гиф. У некоторых лишайников, например из рода летария (Letharia), эти тяжи имеют небольшую толщину; обычно их образуется сразу несколько в сердцевинном слое. Но постепенно в процессе развития кустистых форм происходит слияние этих тяжей в один толстый и плотный центральный тяж. Особенно хорошо развит такой осевой тяж у видов рода уснея, кустистых лишайников, свисающих длинными редкими «бородами» со стволов и ветвей деревьев. Округлые веточки их слоевищ очень тонкие и нежные, но при этом достигают значительной длины, до 10—30 *см*, а иногда даже до 8 *м*. К субстрату эти веточки прикрепляются у са-

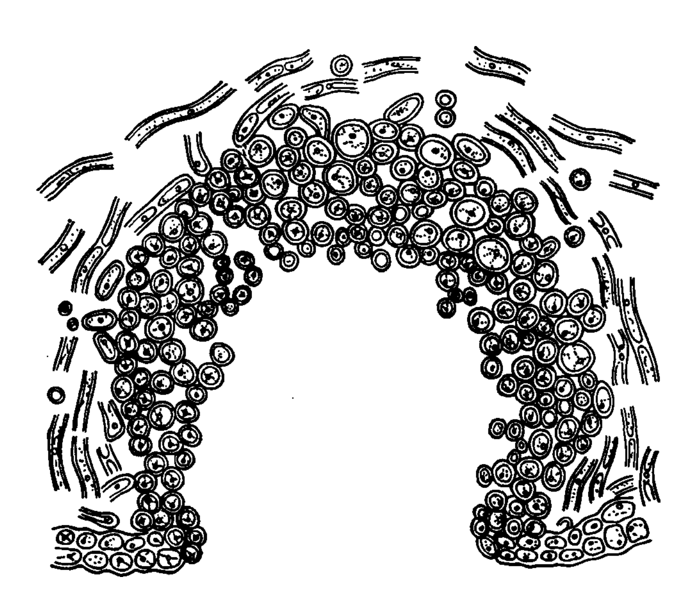


Рис. 302. Поперечный разрез через цифеллу (Sticta).

мого основания; вся остальная часть остается свободной, повисающей. Если бы внутри таких веточек не было плотного осевого тяжа, малейшее дуновение ветра легко могло бы их порвать. Коровой слой усней тонок и непрочен. Если попытаться осторожно растянуть веточку какой-либо уснеи, то можно увидеть, как при этом наружный коровой слой легко разорвется, а в образовавшейся поперечной трещинке обнажится плотный белый тяж. Такой тяж, состоящий из толстостенных с длинными клетками гиф, плотно склеенных хрящевидным веществом, очень прочен и эластичен. Например, тоненькая нежная веточка уснеи (табл. 49, *8*) длиной 8 *см* способна выдержать груз до 300 *г*.

Как же воздух проникает в слоевище лишайника? У некоторых форм на поверхности слоевища вовсе не образуется корового слоя, например у кладоний группы ягелей (рис. 295, *2*). Поверхность их слоевищ образована рыхлыми сердцевинными гифами. В таком случае воздух беспрепятственно по промежуткам между рыхлорасположенными гифами проникает к водорослям, которые разбросаны отдельными группами вблизи верхней поверхности подециев. У крупнолистоватых лишайников рода пельтигера на нижней стороне слоевищ также не развивается коровой слой, ее образуют рыхлорасположенные сердцевинные гифы. И у этих лишайников воздух свободно проникает в сердцевину и далее по промежуткам между гифами к клеткам водорослей. Но такие случаи являются исключением. У большинства лишайников на поверхности слоевища образуется плотный коровой слой и доступ воздуха во внутренние слои слоевища сильно затруднен. Для осуществления нормального газообмена на поверхности слоевища лишайников образуются особые отверстия — специальные органы, которые служат для аэрации внутренних частей растения.

Например, у тундрового кустистого лишайника цетрарии исландской слоевище покрыто со всех сторон плотным блестящим коровым слоем. Он развивается в результате слияния между собой толстостенных гиф, образующих сплошную хрящевидную массу, в которой лишь кое-где видны просветы клеток неправильной формы (рис. 298, *а*, *д*). Проникнуть сквозь такой плотный желатинообразный слой воздух не имел бы никакой возможности, не будь в этом слое особых отверстий. Если внимательно присмотреться к этому лишайнику, то на нижней, всегда более бледноокрашенной поверхности его лопастей даже невооруженным глазом можно заметить беленькие пятнышки неправильной формы (табл. 48, *5*). Это разрывы коры, через которые воздух, как через маленькие форточки, проникает внутрь слоевища. Они являются органами газообмена лишайников и носят название псевдоцифелл (или иногда у этого лишайника их называют еще макулами). На поперечном срезе этого лишайника, изображенном на рисунке 298, видно, что в местах образования псевдоцифеллы плотный коровой слой исчезает, а возникшее при этом отверстие заполняется рыхлорасположенными простыми или ветвистыми удлиненными гифами сердцевины. Через промежутки между этими гифами воздух проходит внутрь слоевища. У другого тундрового лишайника — цетрарии сглаженной (Cetraria laevigata), по внешнему облику очень похожей на цетрарию исландскую, псевдоцифеллы имеют иную форму. Верхняя и нижняя поверхности лопастей цетрарии совершенно гладкие, блестящие, без белых пятнышек. Но внимательно присмотревшись, можно увидеть по самому краю трубчато свернутых лопастей узенькую белую кайму. Это также псевдоцифеллы, которые образуются в результате разрыва коры вдоль края лопастей.

Помимо псевдоцифелл, у лишайников образуются и другие органы газообмена. Так, на нижней поверхности листоватых лишайников рода стикта можно заметить круглые правильной формы белые углубления (табл. 47, *4*). Эти разрывы нижней коры лишайника, по форме напоминающие маленькие чашечки, называют цифеллами. Дно их выстлано рыхлорасположенными, шарообразными клетками сердцевины, через промежутки между которыми воздух легко проникает в сердцевину (рис. 302). У менегации продырявленной (Menegazzia pertusa) вся верхняя поверхность слоевища покрыта округлыми или овальными отверстиями, которые носят название перфо-

раций (табл. 52, *2*). Их назначение — тоже проводить воздух внутрь слоевища. Перфорации возникают в результате отмирания маленьких участков корового слоя лишайников. У представителей гипогимний перфорации размещены на вершинах лопастей. У некоторых лишайников органы аэрации слоевища имеют вид маленьких точковидных пор, расположенных в нижней коре лишайников. Иногда такие поры возникают на вершине бородавочек, разбросанных на верхней поверхности лишайников.

В том случае, когда на поверхности слоевища лишайников не образуются специальные органы газообмена, на помощь приходят различные трещинки и разрывы в коровом слое. Эти трещинки могут возникнуть как в результате особенностей роста слоевища, так и в результате повреждения слоевища ветром, животными, человеком.

ОРГАНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ

Лишайники размножаются либо спорами, которые образует микобионт половым или бесполым путем, либо вегетативно — фрагментами слоевища, соредиями и изидиями.

Половое размножение. При половом размножении на слоевищах лишайников в результате полового процесса формируются половые спороношения в виде плодовых тел. Среди плодовых тел у лишайников различают апотеции, перитеции и гастеротеции. Большинство лишайников, свыше 250 родов, формируют открытые плодовые тела в виде апотециев — дисковидных образований (рис. 305, *1*, *2*; 306). Около 70 родов лишайников имеют плодовые тела в форме перитеция — закрытого плодового тела, имеющего вид маленького кувшина с отверстием наверху (рис. 307). Небольшое количество лишайников, в основном представители семейства графидовых, образуют узкие плодовые тела удлиненной формы, которые называют гастеротециями (рис. 305,*4*). В апотециях, перитециях и гастеротециях споры развиваются внутри сумок — особых мешковидных образований (рис. 308). Лишайники, формирующие споры в сумках, объединяются в большую группу сумчатых лишайников (Ascolichenes). Они произошли от грибов класса аскомицетов и представляют основную эволюционную линию развития лишайников.

У небольшой группы лишайников споры образуются не внутри сумок, а экзогенно, на вершине удлиненно-булавовидных гиф — базидий (рис. 303,*2*). На верхушке базидий имеются четыре отростка — стеригмы, на концах которых развиваются четыре споры. Лишайники с таким образованием спор объединяются в группу базидиальных лишайников (Basidiolichenes).

Несмотря на то что базидиальные лишайники насчитывают всего 20 видов, это совершенно самостоятельная эволюционная линия развития лишайников, берущая свое начало от грибов класса базидиомицетов. Базидиальные лишайники в основном тропические растения. По внешнему облику они напоминают тонкослойные трутовые грибы — разрушители древесины (рис. 303, *1*). На нижней стороне их слоевищ, имеющих вид тонких полукруглых пластинок, образуется открытый плодущий слой, который состоит из базидий и бесплодных удлиненных гиф — парафиз (рис. 303, *2б*). Совсем недавно базидиальные лишайники были обнаружены и в Европе. Однако плодовые тела базидиальных лишайников, произрастающих в горах Средней Европы и в северных тундрах, иного строения. Они имеют вид пальцевидных или коралловидных выростов либо напоминают по форме маленький шляпочный гриб (рис. 303, *3*, *4*, *5*).

Половой процесс и развитие плодовых тел у лишайников, особенно базидиальных, изучены недостаточно. Эти процессы имеют много общих черт с аналогичными процессами у свободноживущих грибов, хотя и отличаются целым рядом особенностей. Было замечено, что развитие плодового тела в различных семействах лишайников протекает неодинаково и изменяется от семейства к семейству. На основе онтогенеза плодовых тел сумчатые лишайники делят на две группы: асколокулярные и аскогимениальные. Существуют и промежуточные формы (семейство Arthoniaceae), которые объединяют черты этих двух основных типов развития плодовых тел.

Развитие плодового тела асколокулярных лишайников начинается с возникновения особой ткани — стромы, состоящей из переплетения грибных гиф, а уже затем в строме закладывается архикарп — женский половой орган лишайника. Позднее в строме возникают особые камеры, называемые локулами, внутри которых формируются сумки со спорами. Грибная ткань между локулами частично отмирает, и от нее остаются лишь отдельные вертикально расположенные гифы, срастающиеся своими вершинами, их называют парафизоидами.

Этот тип онтогенеза плодовых тел наиболее характерен для свободно живущих аскомицетных грибов и среди лишайников встречается довольно редко, лишь у представителей двух семейств: артопирениевых (Arthopyreniaceae) и микопоровых (Mycoporaceae).

Подавляющее большинство сумчатых лишайников принадлежит к группе аскогимени-

альных. Это филогенетически очень древняя группа, представители которой благодаря их симбиотическому образу жизни рано отделились от грибов и развивались далее самостоятельно и независимо от них. У аскогимениальных лишайников развитие плодовых тел начинается с закладки архикарпа непосредственно среди вегетативных гиф в верхней части сердцевинного слоя, на границе с зоной водорослей или, реже, в самой зоне водорослей. В дальнейшем во взрослом плодовом теле аскогимениальных лишайников всегда формируется настоящий гимениальный слой, образованный вертикально стоящими сумками со спорами и развивающимися между ними парафизами — бесплодными вытянутыми гифами, свободными на верхнем конце (рис. 305, *5*, *6*).

Женский половой орган лишайников — архикарп — состоит из двух частей (рис. 304, *3*, *4*). Нижняя часть носит название а с к о г о н а и представляет собой спирально закрученную гифу, более толстую по сравнению с другими гифами и состоящую из 10—12 одно- или многоядерных клеток. От аскогона вверх отходит т р и х о г и н а — тоненькая вытянутая гифа, которая проходит через зону водорослей и ко-

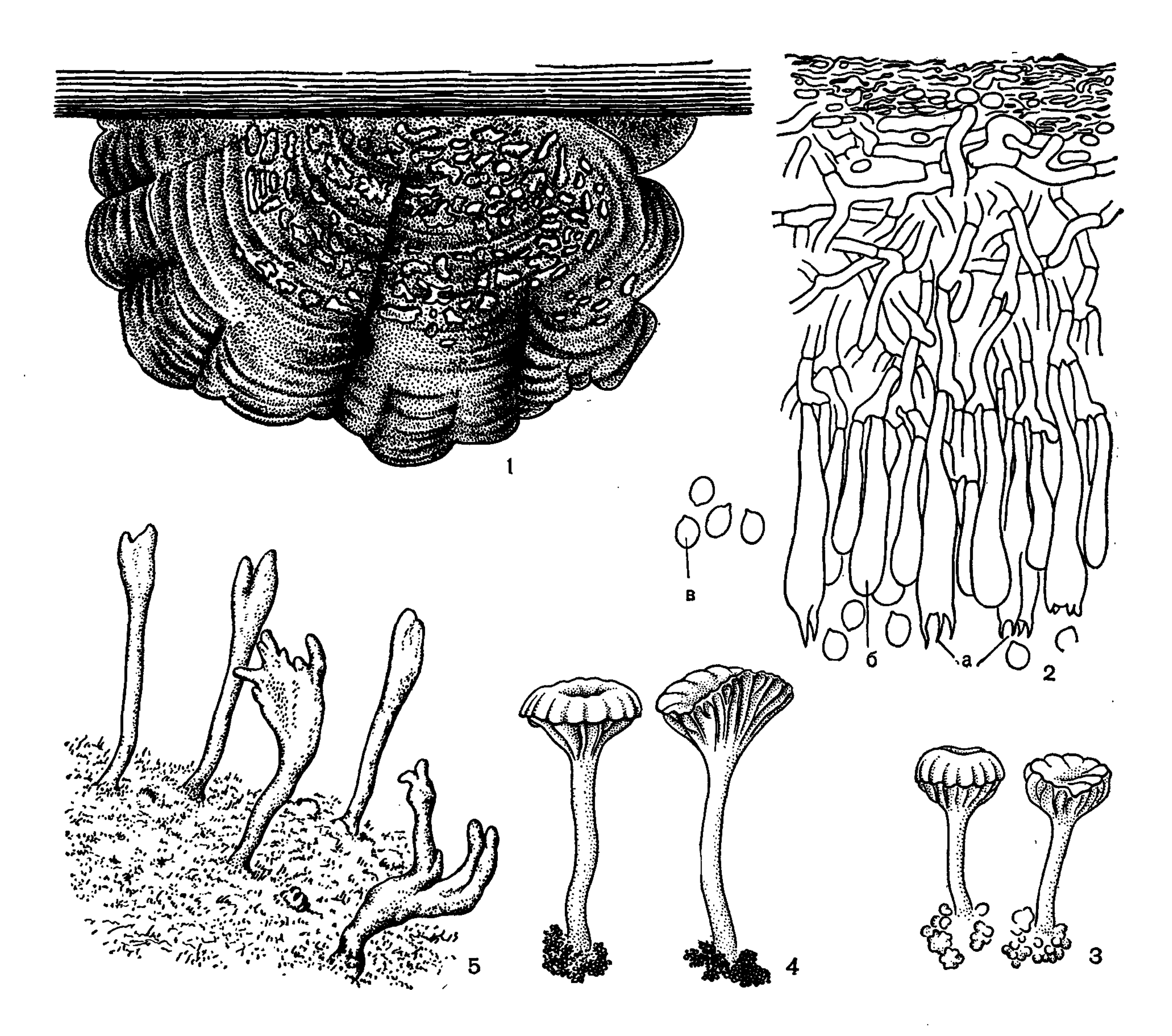


Рис. 303. Базидиальные лишайники:

1 — тропический лишайник Cora pavonia; *2—4* — базидиальные лишайники с плодовыми телами в форме шляпочного гриба (*2*,*3*— Omphalina luteolilacina, внешний вид и поперечный разрез через плодовое тело; *4* — Omphalina ericetorum): *а* — базидии, *б* — парафизы, *в* — споры; *5* — роговидные плодовые тела базидиального лишайника Clavulinopsis septentrionalis.

ровой слой и выходит на поверхность слоевища, возвышаясь над ней своей липкой верхушкой.

Как происходит оплодотворение архикарпа и вообще имеет ли место этот процесс у лишайников, до сих пор не выяснено. Правда, некоторым ученым удалось наблюдать, как к клейкой верхушке трихогины прилипали маленькие бесцветные тельца — **пикноконидии**. Они быстро теряли свое цитоплазматическое содержимое, и на вершине трихогины оставалась лишь их пустая оболочка. Можно было предположить, что содержимое этих телец переходит в трихогину. Это позволило считать пикноконидии мужскими половыми клетками, оплодотворяющими архикарп.

Что же представляют собой пикноконидии? Это бесцветные, очень маленькие клеточки (длиной 2—8 *мкм*, шириной 0,5—1 *мкм*) различной формы: палочковидные, овальные, игловидные, прямые и изогнутые. Пикноконидии образуются в **пикнидиях** — особых замкнутых вместилищах шаровидной или овальной формы с маленьким отверстием наверху (рис. 304, *1*, *2*). Пикнидии нередко можно наблюдать на верхней поверхности слоевища лишайников или на кончиках и по краям лопастей, где они бывают за-

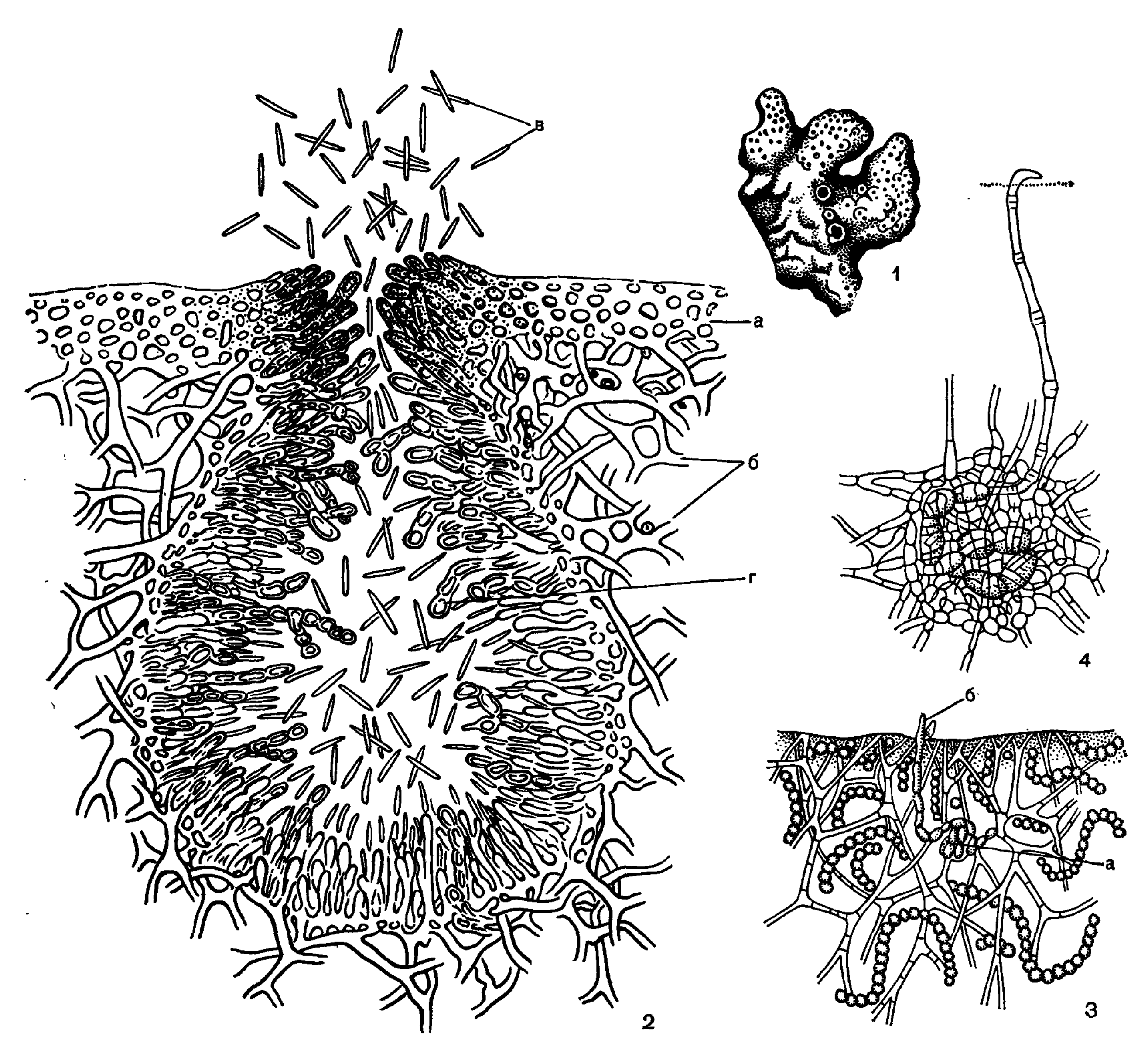


Рис. 304. Пикнидии и архикарп у лишайников:

1 — лопасть листоватого лишайника гипогимнии с пикнидиями, заметными на поверхности в виде черных точек; *2* — поперечный разрез через слоевище с пикнидией (*а* — коровой слой слоевища, *б* — сердцевина, *в* — пикноконидии, *г* — конидиеносцы); *3* — поперечный разрез через слоевище коллемы, в центре — многоклеточный архикарп (*а* — аскогон, *б* — трихогина, высовывающаяся над поверхностью слоевища); *4* — аскогон и трихогина после копуляции с пикноконидией.

метны в виде черных, реже красных точек — это видны лишь выводные отверстия пикнидиев, в то время как сами они целиком погружены в слоевище. Стенки пикнидия состоят из нескольких слоев клеток, и от них перпендикулярно внутрь отходят конидиеносцы — тонкие гифы, поделенные на маленькие клетки. На конидиеносцах образуются многочисленные пикноконидии. При увлажнении слоевища маленькие пикноконидии в огромной массе выплывают на поверхность слоевища лишайника и некоторые из них, по-видимому, прилипают к высунувшимся клейким верхушкам трихогин. Но действительно ли пикноконидии являются мужскими половыми клетками, оплодотворяющими архикарп, пока с уверенностью сказать нельзя. В настоящее время еще нет цитологических данных, показывающих проникновение содержимого пикноконидии в трихогину. Многие ученые решительно отрицают, что пикноконидии — это мужские половые клетки и, наоборот, считают их органами бесполого размножения лишайников. В некоторых случаях удавалось наблюдать, как пикноконидии в благоприятных условиях сами прорастали в мицелий, который давал начало образованию слоевища лишайников.

Считается, что для лишайников характерна редукция, утрата процесса оплодотворения. Возможно, что во многих случаях процесса оплодотворения вовсе не происходит и плодовое тело формируется из неоплодотворенного аскогона. Причем лишь у слизистых лишайников семейства коллемовых развитие плодового тела происходит из одного архикарпа, как и у свободноживущих грибов. У всех остальных лишайников плодовое тело обычно формируется из многих архикарпов и окружающих их гиф. Из нижней части архикарпа — аскогона — развиваются аскогенные гифы, из которых в дальнейшем формируются сумки. Их развитие начинается с разрастания аскогона и попарной группировки ядер в его клетках. В результате этого процесса возникают клетки, каждая из которых содержит по два ядра. Эти двухъядерные клетки — материнские клетки сумок — постепенно начинают разрастаться, и из них формируются сумки. Далее, по мере их созревания, внутри сумок происходит слияние двух ядер в одно диплоидное, копуляционное ядро. Через некоторое время наблюдается последовательное тройное деление этого ядра, в результате чего в сумке образуется уже 8 ядер, каждое из которых является ядром будущей споры. Постепенно вокруг каждого ядра обособляется часть цитоплазмы сумки, а затем эта обособленная часть цитоплазмы с заключенным внутри ее ядром покрывается оболочкой. Так в сумке образуется 8 спор.

Развивающийся аскогон окружается, как футляром, сплетением мелкоклеточных гиф, из которых формируются отдельные части плодового тела. Эти ткани называют генеративными. Гифы генеративных тканей отличаются от гиф остального слоевища тонкими клеточными стенками, формой клеток и их богатым содержимым, причем структура генеративных тканей у различных лишайников сильно варьирует, так же как и процесс дальнейшего формирования плодовых тел.

Развитие и созревание плодового тела у лишайников — очень медленный процесс, который длится 4—10 лет. Сформировавшееся плодовое тело тоже является многолетним, способным в течение ряда лет продуцировать споры.

Большинство лишайников образуют плодовые тела открытого типа в форме апотециев. Эти округлые дисковидные образования, напоминающие по виду маленькие блюдца, очень часто можно наблюдать на верхней поверхности слоевища накипных и листоватых лишайников или на концах лопастей кустистых слоевищ (табл. 43, 44, 53). Обычно их диаметр не превышает 1—2 *мм*, но у некоторых листоватых и кустистых лишайников он может достигать 1—3 *см*, а у накипных — всего 0,1—0,5 *мм*. По форме апотеции чаще всего округлые, реже овальные; когда же несколько апотециев развивается рядом друг с другом, они нередко становятся угловатыми. У семейства артониевых (Arthoniaceae) они имеют форму звезд или неправильных пятен. Обычно апотеции образуются на верхней поверхности слоевища лишайников, плотно прирастая к ней своей нижней частью или возвышаясь над ней на тонкой маленькой или довольно длинной ножке (рис. 305, *3*). У некоторых лишайников они бывают целиком погружены в слоевище, например у солорины (табл. 42, *4*). Только у двух родов лишайников — нефрома (Nephroma) и нефромопсис (Nephromopsis) — апотеции образуются не на верхней, а на нижней стороне лопастей (табл. 49, *5*).

В апотециях можно различить центральную часть — плоский диск и периферическую — округлый выпуклый валик, окружающий диск.

Плодущей частью апотеция является диск. На его поверхности развивается плодущий слой, который носит название гимениального. Он образован вертикально стоящими сумками со спорами и расположенными между ними бесплодными гифами — парафизами (рис. 305,*2*,*5*,*6*). Парафизы — тонкие, нитевидные гифы (обычно толщиной 1,5—2 *мкм*), простые или разветвленные, со свободными верхними концами. Они служат для защиты сумок со спорами. По высоте они обычно несколько превосходят сумки, а их свободный верхний конец бывает була-

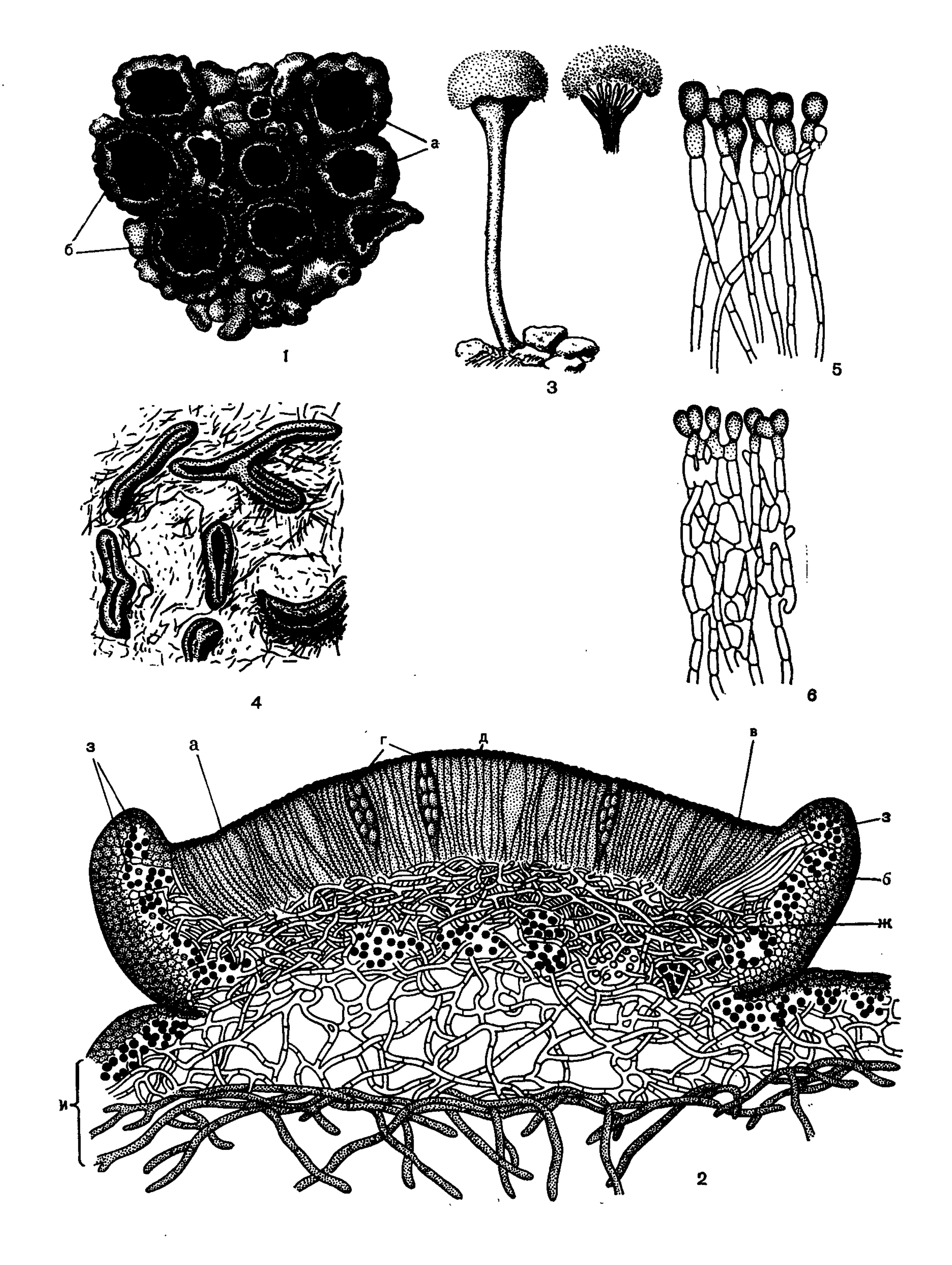
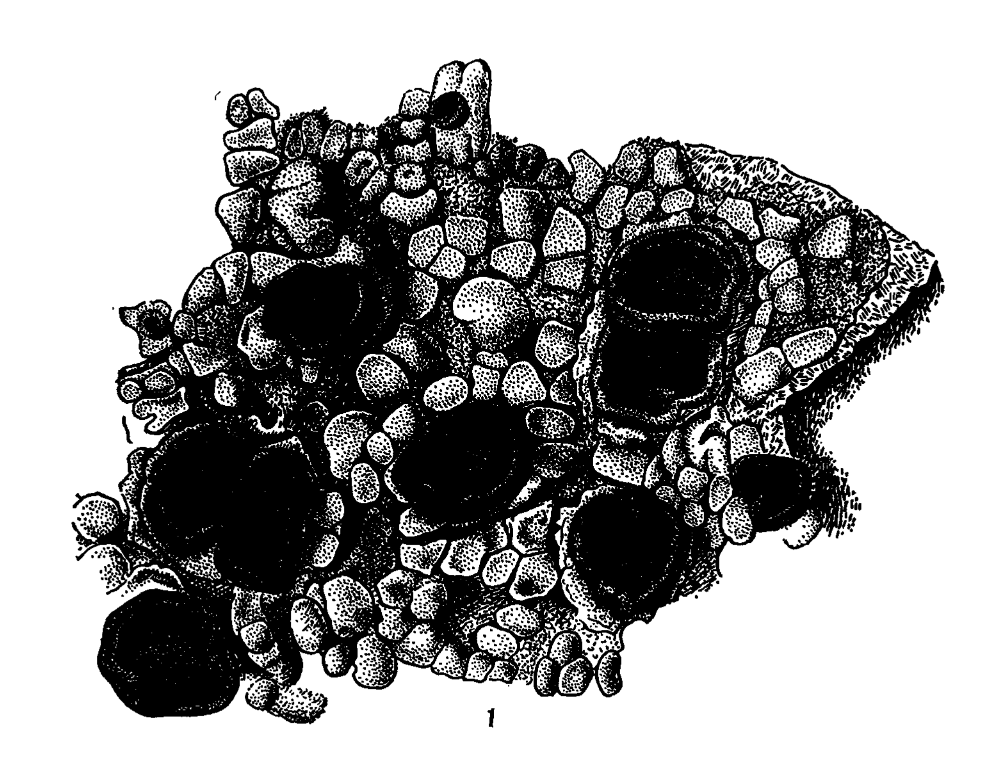


Рис. 305. Леканоровые апотеции и гастеротеции:

1 — внешний вид апотециев на накипном слоевище Lecanora (*а* — диск, б — край); *2* — поперечный разрез через апотеций (*а* — гимениальный слой, *б* — слоевищный край, *в* — парафизы, *г* — сумки со спорами, *д* — эпитеций, *ж* — гипотеций, *з* — водоросли, *и* — слоевище); *3* — апотеции на длинной ножке; пылевидная масса наверху — мазедий; *4* — гастеротеции; *5,6* — парафизы с булавовидными окрашенными вершинами.

вовидно утолщен и окрашен в зеленоватый, синеватый, коричневатый, желтоватый и другие цвета. Эти окрашенные утолщенные вершинки, плотно прилегая друг к другу, образуют над сумками в верхней части гимениального слоя защитный слой, который называют э п и т е ц и е м. От окраски эпитеция зависит окраска диска апотеция: он может быть коричневым, черным, желтым, оливковым, красным, оранжевым, розовым и др. (табл. 42, 47, 48, 49). Под гимениальным слоем расположен г и п о т е ц и й — слой, состоящий из плотно переплетенных гиф. Тонкое цитологическое исследование позволяет различить в нем основания парафиз и аскоген-



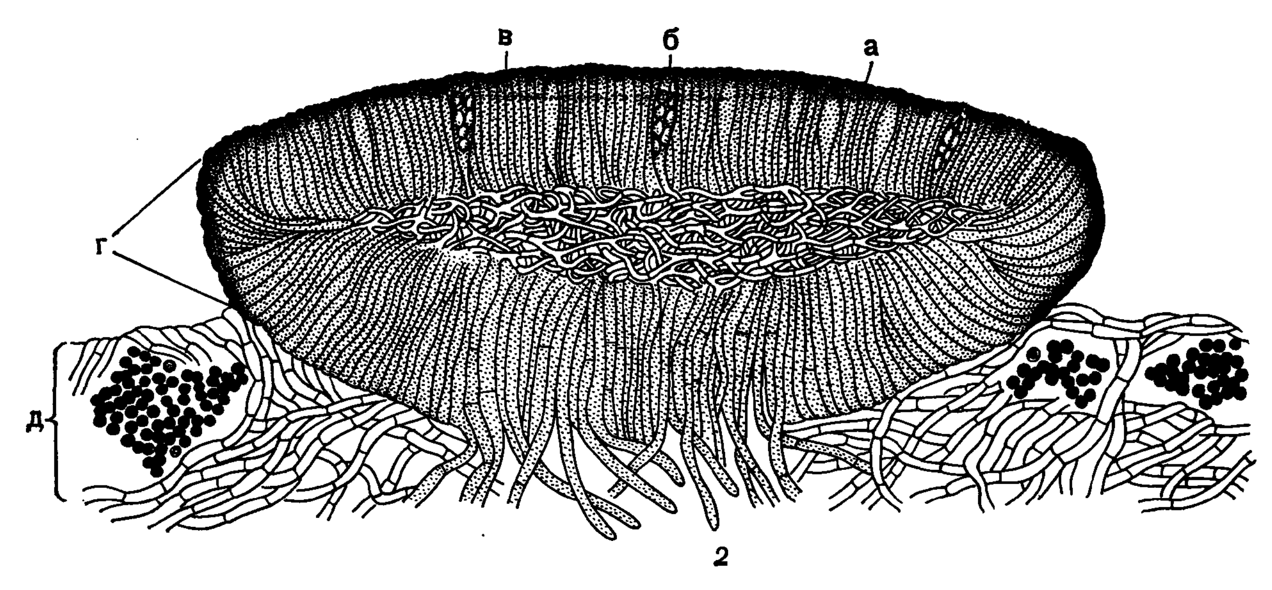


Рис. 306. Лецидеевые апотеции:

1 — внешний вид темноокрашенных апотециев на накипном слоевище (Lecidea); *2* — поперечный разрез через апотеций (*а* — парафизы, *б* — сумки со спорами, *в* — эпитеций, *г* — собственный край, образованный эксципулом, *д* — слоевище).

ный аппарат, из которого по мере созревания вырастают сумки.

Край апотеция, имеющий вид округлого валика, как защитный футляр, одевает плодущий диск с боков и снизу. В зависимости от его строения различают несколько типов апотециев: леканоровые, лецидеевые и биаторовые. Диск леканоровых апотециев окружен слоевищным краем, который всегда содержит внутри водоросли, а строение и окраска его очень похожи на строение и окраску слоевища. На анатомическом срезе в нем можно различить коровой слой, слой водорослей и слой рыхлой сердцевины (рис. 305, *2*). Леканоровые апотеции легко распознаются и по внешнему облику: окраска их края всегда отличается от окраски диска. Если диск может быть коричневым, черным, красным, то край чаще всего бывает более светлым, окрашенным в один цвет со слоевищем,— сероватым, беловатым, серовато-зеленоватым, светло-коричневым и т. д. (табл. 47).

Второй тип апотециев — лецидеевые апотеции — также легко можно распознать по внешнему облику. Обычно они черные и очень твердые, их с трудом можно раздавить на предметном стекле. В отличие от леканоровых край этих апотециев имеет ту же окраску, что и диск: он тоже черный и носит название собственного края. Собственный край никогда не содержит водорослей и отличается по строению от слоевища. У лецидеевых апотециев он состоит из темноокрашенных, плотно прилегающих друг к другу гиф, которые образуют с трех сторон вокруг диска валик, называемый эксципулом (рис. 306).

Биаторовые апотеции по строению похожи на лецидеевые: у них тоже имеется собственный край, образованный эксципулом. Но, в отличие от лецидеевых апотециев, гифы, образующие эксципул, и сами биаторовые апотеции окрашены в светлые тона — они бывают восковидные, желтовато-коричневатые, красновато-коричневые, розовато- или беловато-желтые и никогда не бывают черные. Биаторовые апотеции отличаются очень мягкой консистенцией, их легко можно раздавить на предметном стекле, как теплый, расплавленный воск.

Гастеротеции, как и апотеции, являются плодовыми телами открытого типа. В них также можно различить диск и край. Но они отличаются от апотециев сильно вытянутой, линейной формой. Обычно гастеротеции имеют вид штрихов, простых или разветвленных линий. Диск у этих плодовых тел очень узкий, напоминающий тоненькую полоску, в то время как край, который может быть и собственным и слоевищным, сильно выступает и возвышается над глубоко погруженным диском (рис. 305, *4*). Гастеротеции у лишайников встречаются довольно редко. Они известны лишь у представителей двух родов накипных лишайников — графис (Graphis) и опеграфа (Opegrapha).

Перитеции — плодовые тела закрытого типа, имеющие вид замкнутого кувшина округлой или овальной формы с маленьким отверстием в верхней части (рис. 307). Через это отверстие, которое носит название устьица, происходит выбрасывание зрелых спор. Обычно перитеции почти незаметны на поверхности лишайника: при внимательном рассмотрении можно обнаружить лишь черные точки — устьица перитециев, в то время как само плодовое тело целиком погружено в слоевище. Реже перитеции выступают своими верхушками (рис. 307, *1*) или целиком сидят на слоевище. Стенки этого кувшинообразного плодового тела состоят из нескольких слоев (рис. 307, *2*). Внутреннюю полость перитеция, где образуются сумки со спорами, окружает эксципул. Это темно- или светлоокрашенная оболочка, состоящая из нескольких слоев гиф, поделенных на удлиненные клетки. Нередко эксципул снаружи покрыт еще одной оболочкой — покрывальцем. Покрывальце, как правило, бывает темноокрашенным или черным, может охватывать эксципул со всех сторон или покрывать его лишь до половины; иногда оно развито лишь у устьица, а нередко и вовсе отсутствует. Внутри перитеция развиваются сумки со спорами, которые в нижней и боковой частях плодового тела образуют вместе с парафизами гимениальный слой (рис. 307, *2б*). Гимениальный слой развивается на гипотеции — узком зернистом слое, прилегающем к внутренней стенке перитеция. Характерно, что у некоторых лишайников в перитециях защитные нити — парафизы — вовсе не образуются или очень рано расплываются в слизь. Это связано с тем, что сумки со спорами надежно защищены самими стенками перитеция и надобность в парафизах исчезает. Особые защитные нитевидные гифы в перитециях развиваются около устьица (рис. 307, *2г*). Они называются перифизами и служат для защиты всего внутреннего ядра перитеция от воздействий внешней среды.

Сумки лишайников могут быть самой различной формы: цилиндрической, булавовидной, грушевидной, бутылковидной, бесформенно-мешковидной и др. (рис. 308). Средние их размеры: в длину 40—75 *мкм* и в ширину 15—25 *мкм*, но у некоторых родов длина сумок достигает 400 *мкм*, а ширина — 90 *мкм*.

У каждого вида лишайника в сумке развивается постоянное количество спор. Чаще всего их бывает 8, но иногда 12—32. У некоторых родов (например, у представителей рода акаро-

спора) в сумке образуется до 200 спор. Однако встречаются лишайники, в сумке которых всегда развивается лишь одна очень крупная (длиной до 300 *мкм*) спора. Иногда таких спор бывает 2 или 4.

Сумки большинства лишайников имеют одну оболочку и называются унитуникатными. На вершине образуется особый апикальный (верхушечный) аппарат, с помощью которого споры высвобождаются из сумки. Этот аппарат может иметь форму кольца, крышечки и др. У некоторых родов лишайников встречаются сумки с двумя оболочками — битуникатные. У них при выбрасывании спор на некотором расстоянии от вершины происходит поперечный разрыв внешней оболочки и споры выплывают, окруженные тонкой внутренней оболочкой, которая разрывается уже позднее. Битуникатные сумки особенно характерны для асколокулярных лишайников (рис. 309).

Спора лишайников представляет собой окруженный оболочкой небольшой комочек цитоплазмы с заключенным в ней ядром, ядрышком и иногда несколькими каплями жира. Оболочка споры двухслойная. Внешний слой, толстый и нередко окрашенный, носит название экзоспория, внутренний, более тонкий, называют эндоспорием. Споры чаще всего

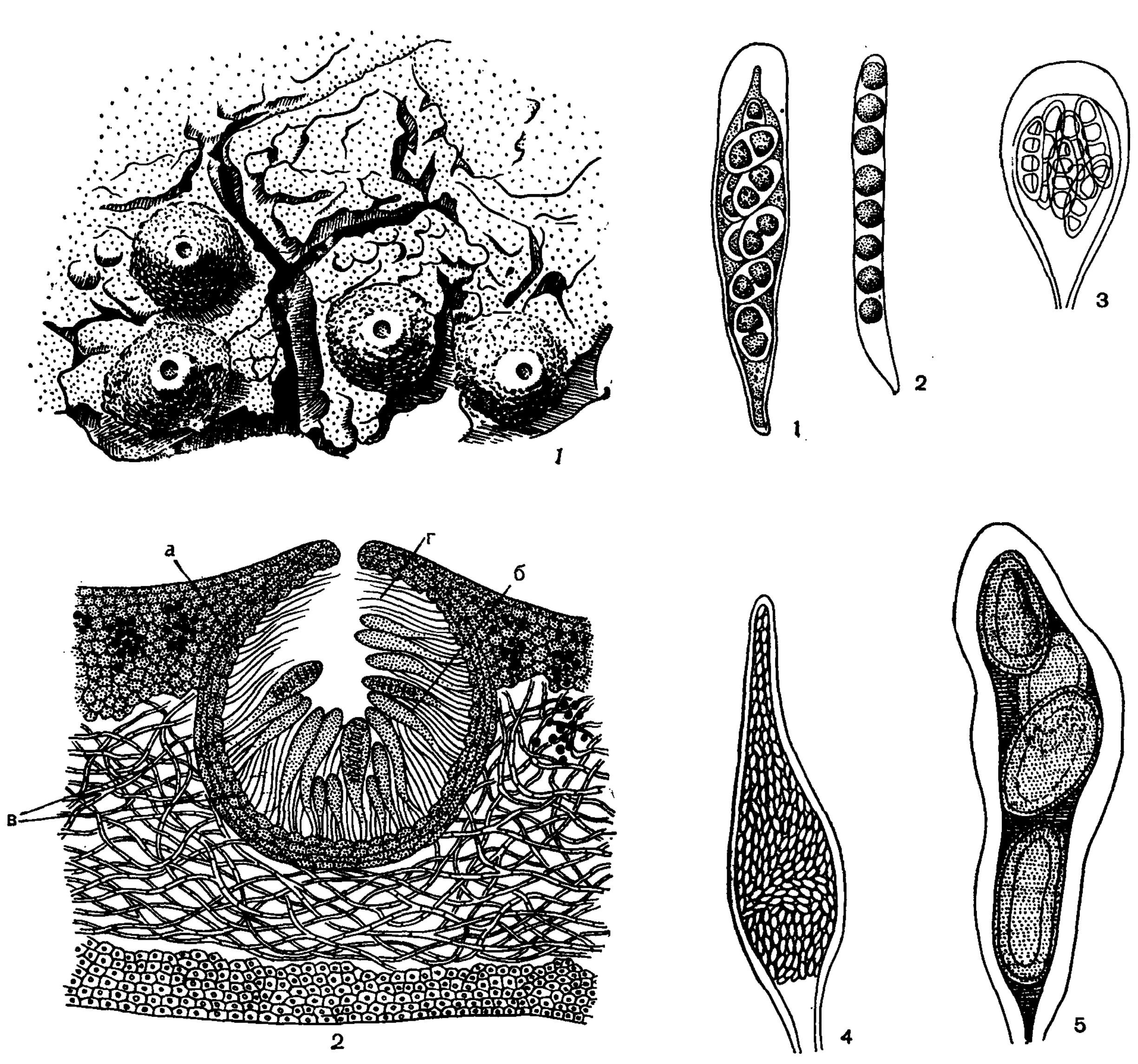


Рис. 307. Перитеции:

1 — внешний вид перитециев; *2* — поперечный разрез через слоевище с погруженным в него перитецием (*а* — эксципул, *б* — гимениальный слой, образованный сумками со спорами и парафизами, *в* — гипотеций, *г* — перифизы).

Рис. 308. Форма сумок лишайников:

1 — удлиненно-булавовидная (Buellia); *2* — цилиндрическая (Sphaerophorus); *3* — булавовидная (Arthonia); *4* — бутылковидная (Thelocarpon); *5* — мешковидная (Pertusaria).

бывают бесцветными или коричневыми. Обычно их размеры: в длину 1—50 *мкм* и в ширину 0,5—10 *мкм*. Самые крупные споры — у накипного лишайника бацидии (Bacidia marginalis), произрастающей на Филиппинских островах и острове Суматра на листьях вечнозеленых растений, они достигают величины 525 *мкм*.

По форме споры могут быть шарообразными, эллипсоидными, яйцевидными, веретеновидными, игловидными, нитевидными и прямыми, согнутыми, спирально закрученными и др. (рис. 310). Среди них встречаются как одноклеточные, так и двух- и многоклеточные. Помимо поперечных перегородок, в многоклеточных спорах нередко встречаются еще и продольные перегородки. В таких случаях размещение клеток в спорах напоминает кладку кирпичей в стенах и их называют муральными (murus — стена). У лишайников встречается еще один интересный тип спор — биполярные споры, которые специфичны для этих растений и не встречаются у свободноживущих грибов. Биполярные споры двухклеточны и имеют в центральной части толстую перегородку, внутри которой проходит тончайший каналец, соединяющий протопласты обеих клеток (рис. 310, *4*).

Как уже отмечалось, плодовые тела у лишайников многолетние, образование сумок, их созревание, выход из них спор — сложный процесс, который продолжается не один год. После выхода спор стенки сумки распадаются и вместо пустой сумки снизу, из гипотеция, вырастает новая. Считают, что процесс выхода спор — споруляция приурочена у лишайников к определенной поре года и в различных областях земного шара происходит в разное время. Например, было замечено, что в Западной Европе у многих лишайников споруляция осуществляется особенно активно осенью, зимой и весной, у других происходит круглый год. Но, как показали исследования, у большинства лишайников в условиях эксперимента после увлажнения апотециев споры начинали быстро выбрасываться из сумок. Это привело к мысли, что, возможно, выход спор из сумок связан не столько со временем года, сколько с погодными условиями, прежде всего с влажностью воздуха.

Лишь у немногих лишайников (порядок Caliciales) происходит пассивное освобождение спор в результате постепенного разрушения тонкой и нежной оболочки сумки. Споры некоторое время остаются склеенными по 8 в ряд, а затем рассыпаются, оставаясь, однако, на плодовом теле и образуя пылистую массу, которая позднее разносится ветром. У большинства лишайников споры с силой выбрасываются из сумки. В результате увеличения осмотического давления внутри сумки и с помощью верхушечного аппарата споры могут быть отброшены в сторону на 1—5 *см* и подброшены вверх на 3 *см*. При этом их обычно подхватывают воздушные течения и относят порой на довольно

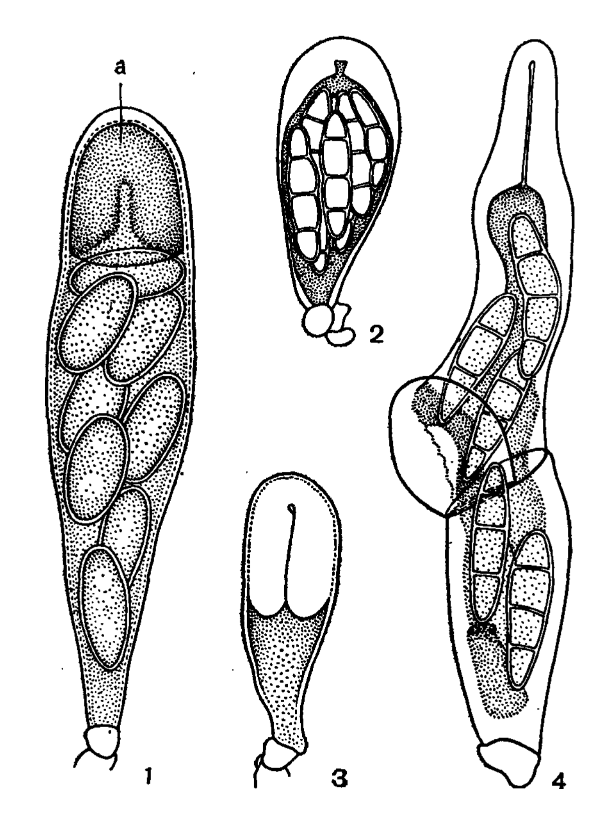


Рис. 309. Сумки лишайников:

1 — унитуникатные сумки с апикальным аппаратом (*а*) на вершине, с помощью которого споры высвобождаются из сумок; *2,3* — зрелая и молодая битуникатные сумки; *4* — выбрасывание спор из битуникатной сумки.

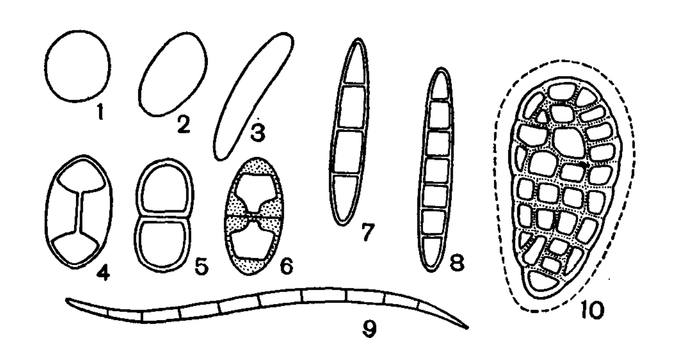


Рис. 310. Споры лишайников:

1 — шарообразные; *2* — эллиптические; *3* — удлиненные; *4* — биполярные; *5* — двухклеточные; *6* — двухклеточные с сильно и неравномерно утолщенными оболочками; *7* — четырехклеточные вытянутые; *8* — восьмиклеточные вытянутые; *9* — игловидные многоклеточные; *10* — муральные.

значительные расстояния от материнского плодового тела.

Сколько же спор способны продуцировать плодовые тела лишайников? Подсчитано, например, что у лишайника солорина (Solorina saccata) в апотеции диаметром 5 *мм* образуется 31 тыс. сумок, а в каждой сумке обычно развивается по 4 споры. Следовательно, общее количество спор, продуцируемое одним апотецием, равно 124 000. В течение одного дня из такого апотеция выбрасывается от 1200 до 1700 спор.

Конечно, не все выброшенные из плодового тела споры прорастают. Многие из них, попав в неблагоприятные условия, погибают. Для прорастания споры необходимы прежде всего достаточная влажность и определенная температура. Наблюдения в природе позволили выяснить, что в умеренном климате споры прорастают лучше всего от марта до июня, однако все условия, необходимые для прорастания спор лишайников, пока неизвестны. Например, оказалось, что некоторым нужно, чтобы в непосредственной близости с ними находилась водоросль.

При прорастании одноклеточной споры образуется одна, редко до пяти ростковых трубочек. У муральных спор каждая из их многочисленных клеток может развить одну или несколько ростковых трубочек, но обычно прорастают лишь их конечные клетки. Ростковые трубочки растут, разветвляются и образуют первичный мицелий, который еще не содержит водорослей. Дальнейшее развитие этого мицелия и образование слоевища лишайника происходит лишь в том случае, если его гифы встречают водоросль, соответствующую данному виду лишайника. В поисках этих водорослей гифы мицелия посылают во все стороны длинные тоненькие ищущие гифы. Если на субстрате, где растет первичный мицелий, нужных водорослей нет, этот мицелий обычно скоро погибает. Встретив свойственную данному лишайнику водоросль, гифы первичного мицелия окружают ее со всех сторон, отделяют от субстрата и через некоторое время, воздействуя на нее, вызывают деление водоросли на дочерние клетки, которые тоже, в свою очередь, оплетаются гифами. Так начинается формирование слоевища лишайника.

У некоторых лишайников в результате симбиотической жизни лишайникового гриба с водорослью появилось своеобразное приспособление: споры гриба выбрасываются из плодовых тел вместе с водорослями. Это возможно потому, что в плодовых телах таких лишайников развиваются мелкие гимениальные водоросли. Например, в перитециях чешуйчатого лишайника эндокарпона (Endocarpon) среди сумок, содержащих крупные муральные споры, можно увидеть мелкие водоросли палочковидной, овальной и шарообразной формы. Когда муральные споры этого лишайника выбрасываются из перитеция, вместе с ними бывают выброшены и прилипшие к ним гимениальные водоросли. В дальнейшем эти водоросли увеличиваются в размерах и приобретают нормальную форму, присущую данному лишайниковому фикобионту. В этом случае, следовательно, сразу начинается формирование слоевища лишайника, так как имеются налицо оба компонента симбиоза. Однако в общей массе лишайников такие случаи единичны, гимениальные водоросли известны лишь у трех родов лишайников: эндокарпона (Endocarpon), стауротеле (Staurothele) и гоногимении (Gonohymenia).

Бесполые спороношения. Помимо спор, образующихся половым путем, у лишайников известны также бесполые спороношения — конидии, пикноконидии и стилоспоры, возникающие экзогенно на поверхности конидиеносцев (рис. 304, *2г*). При этом конидии образуются на конидиеносцах, развивающихся непосредственно на поверхности слоевища, а пикноконидии и стилоспоры в особых вместилищах — пикнидиях, строение которых описано выше (рис. 304, *1*,*2*).

Из бесполых спороношений лишайники чаще всего формируют пикнидии с пикноконидиями. Пикнидии нередко встречаются на слоевищах многих кустистых и листоватых лишайников, реже их можно наблюдать у накипных форм. У таких листоватых лишайников, как пармелия и гипогимния, пикнидии иногда обильно развиваются на верхней поверхности слоевища, у некоторых видов цетрарии (например, у цетрарии исландской) они образуются на верхушках ресничек, окаймляющих лопасти этого лишайника, а у кладоний группы ягелей пикнидии всегда находятся на кончиках их разветвленных подециев.

В каждом из таких пикнидиев образуются в огромном количестве маленькие одноклеточные споры — пикноконидии. Роль этих столь широко распространенных спороношений в жизни лишайника до сих пор не выяснена. Одни ученые, называя эти споры спермациями, а пикнидии — спермагониями, считают их мужскими половыми клетками, хотя до сих пор нет ни экспериментальных, ни цитологических данных, доказывающих, что пикноконидии действительно участвуют в половом процессе лишайников. Сомнение, высказанное по этому поводу, подтверждается тем, что пикнидии встречаются одинаково часто как на слоевищах, формирующих плодовые тела, так и на слоевищах, которые их никогда не образуют или образуют очень редко. Так, например, кладонии группы ягелей почти никогда не развивают плодовых тел,

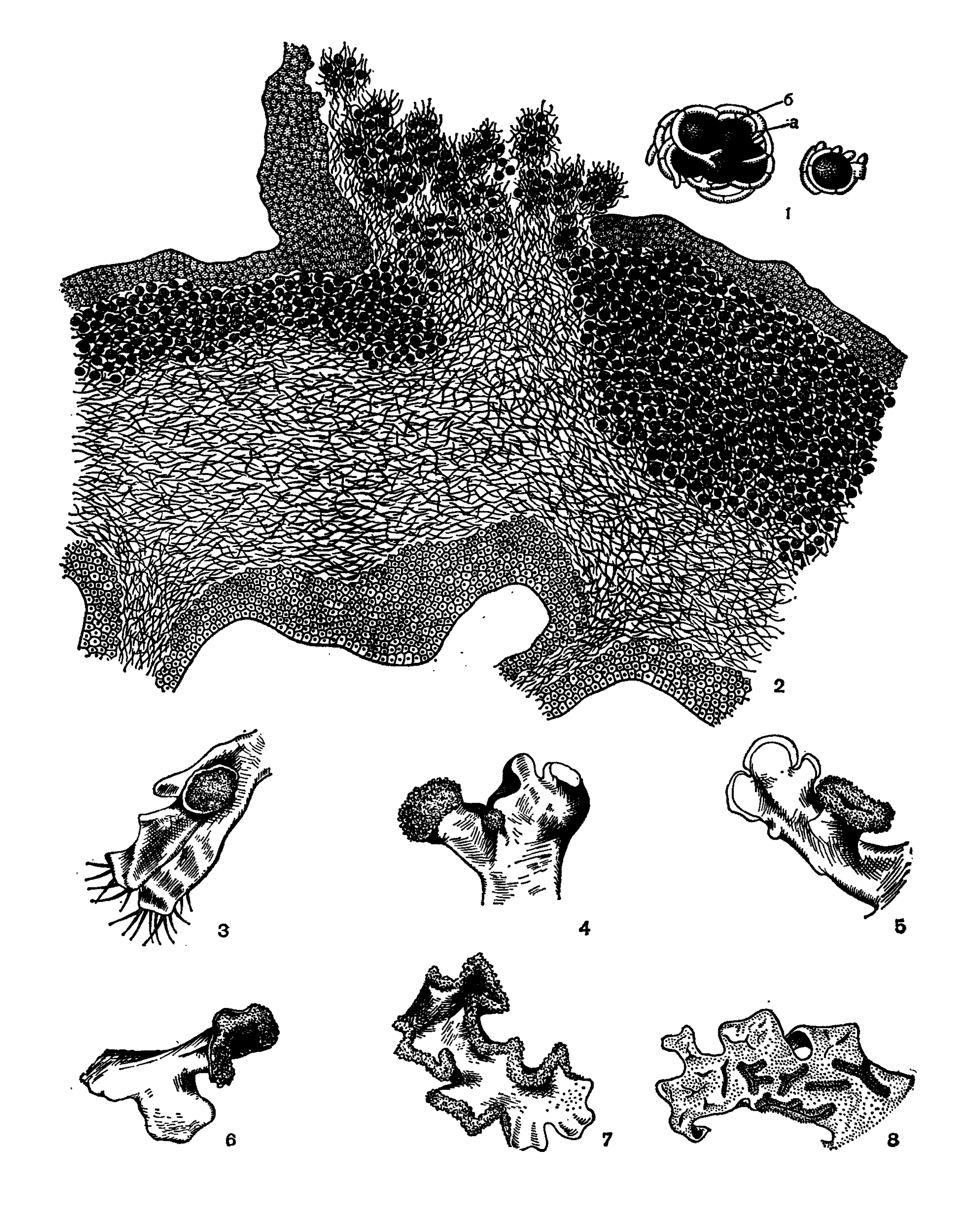


Рис. 311. Вегетативное размножение лишайников с помощью соредий:

1 — соредии (*а* — клетки водорослей, *б* — гифы гриба); *2* — схема образования соредий в слоевище; *3—8* — различная форма соралей лишайников: *3* — пятновидная (Physcia orbicularis), *4* — головчатая (Hypogymnia bitteri), *5* — манжетовидная (Menegazzia pertusa), *6* — губовидная (Physcia tenella), *7* — в виде каймы (Cetraria pinastri), *8* — щелевидная (Parmelia sulcata).

но всегда на кончиках их лопастей присутствуют пикнидии. С другой стороны, нет доказательств, что пикнидии являются спорами бесполого размножения. Пока что удавалось наблюдать прорастание пикноконидий лишь в искусственных условиях, причем эти эксперименты с проращиванием пикноконидий в культуре долго терпели неудачу. Существует предположение, что у одних лишайников пикноконидии выполняют роль половых элементов, в то время как у других превратились в споры бесполого размножения. Действительно, трудно допустить, что эти споры, так часто встречающиеся у лишайников, не участвуют в их размножении.

Иногда в пикнидиях, кроме обычных маленьких одноклеточных пикноконидий, развиваются крупные (длиной до 50—100 *мкм*) двух- и многоклеточные споры, называемые с т и л о с п о р а м и. Обычно (но не всегда) и сами пикнидии, образующие стилоспоры, отличаются более крупными размерами. Бывают случаи, когда в одной и той же пикнидии развиваются и пикноконидии и стилоспоры. Стилоспоры у лишайников образуются гораздо реже, чем пикноконидии, однако они известны у представителей родов пельтигера, алектория, артония, пармелия и др.

Еще реже у лишайников образуются конидии. До сих пор они были обнаружены на слоевищах лишь двух видов лишайников — у слизистого лишайника лемфолемма (Lempholemma minutulum) и у накипного лишайника калоплака (Caloplaca decipiens). Чаще их образуют изолированные микобионты в условиях культуры. Так, они были обнаружены в чистых культурах микобионтов, выделенных из слоевища некоторых видов родов кладония, буеллия, лецидея и некоторых других. Конидии лишайников очень разнообразны по форме — палочковидные, нитевидные, гантелевидные, грушевидные, эллипсоидные до почти шаровидных. Они могут быть одноклеточными и поперечно-многоклеточными. Как известно, конидии очень часто встречаются у свободноживущих грибов, они широко распространены у многих гифомицетов, а также обычны у аскомицетов. Редкое образование конидий у лишайников, по-видимому, связано с утратой ими своего биологического значения. Если у быстро развивающихся и недолговечных грибов образование конидий — это быстрая форма размножения в течение одного вегетационного периода, то у лишайников с их многолетними слоевищами и плодовыми телами, которые непрерывно, круглый год, в течение ряда лет образуют споры, этот сезонный способ размножения излишен.

Как и в случае с пикноконидиями, до сих пор не ясно, являются ли стилоспоры и конидии спорами бесполого размножения лишайников. Их прорастание также удавалось наблюдать лишь в условиях культур. Вероятно, у гриба лишайников в связи с особенностями жизни в симбиозе с водорослями происходит утрата способа размножения с помощью спор, образованных бесполым путем, столь характерного для свободноживущих грибов. И хотя микобионт образует эти бесполые спороношения, роль их в размножении лишайников, по-видимому, невелика.

Более того, у лишайников, этих симбиотических организмов, в процессе их эволюции наблюдается также постепенная редукция и полового способа размножения, в котором участвует тоже лишь микобионт.

У лишайников спора, как бесполого спороношения, так и отброшенная из плодового тела, должна пройти очень долгий путь, прежде чем из нее разовьется слоевище. Для развития лишайника необходим не только комплекс благоприятных факторов, которые способствовали бы прорастанию споры: даже если спора прорастает и из нее образуется первичный мицелий, это еще вовсе не означает, что из него разовьется слоевище. Развитие лишайника из споры зависит от многочисленных внешних факторов, главный среди которых — встреча с водорослью, свойственной данному лишайнику, по современным представлениям, носит чисто случайный характер. Размножение с помощью спор происходит чрезвычайно медленно, ведь только на формирование плодовых тел и их созревание требуется не менее 4—10 лет. Поэтому в эволюционном развитии лишайников прослеживается тенденция к увеличению в жизни лишайников роли вегетативного размножения, в котором принимают участие сразу и грибной и водорослевый компоненты.

Вегетативное размножение. Если накипные лишайники, как правило, образуют плодовые тела, то среди более высокоорганизованных листоватых и кустистых лишайников имеется немало представителей, которые размножаются исключительно вегетативным путем. Во многих случаях вегетативное размножение этих лишайников осуществляется просто кусочками слоевища, которые отрываются ветром или отламываются от чрезвычайно хрупких в сухую погоду слоевищ в результате воздействия животных, человека и других факторов внешней среды. Эти небольшие кусочки слоевища переносятся ветром на новые местообитания и при благоприятных условиях разрастаются в новые слоевища лишайников. Таким образом, например, размножаются очень многие тундровые напочвенные лишайники, представители родов цетрария и кладония, многие из которых почти никогда не образуют плодовых тел.

Вегетативное размножение лишайников осуществляется также соредиями и изидиями — особыми вегетативными образованиями, возникшими в процессе эволюции главным образом у высокоорганизованных форм листоватых и кустистых лишайников. Преимущество размножения лишайников соредиями и изидиями перед половым способом состоит в том, что в нем принимают участие оба компонента лишайника — и гриб и водоросль.

Соредии имеют вид пылинок — микроскопических клубочков, состоящих из одной или нескольких клеточек водоросли, окруженных гифами гриба. Миллионы таких клубочков собираются в мелкозернистую или порошкообразную беловатую, желтоватую или беловато-зеленоватую массу, которая местами покрывает верхнюю поверхность слоевища лишайника или развивается в виде каймы по краям его лопастей (табл. 46, вверху слева). Соредии образуются в слоевище под верхней корой, в зоне водорослей. У разных лишайников процесс образования соредий происходит неодинаково, однако в общих чертах он всегда сводится к следующему. На ме-

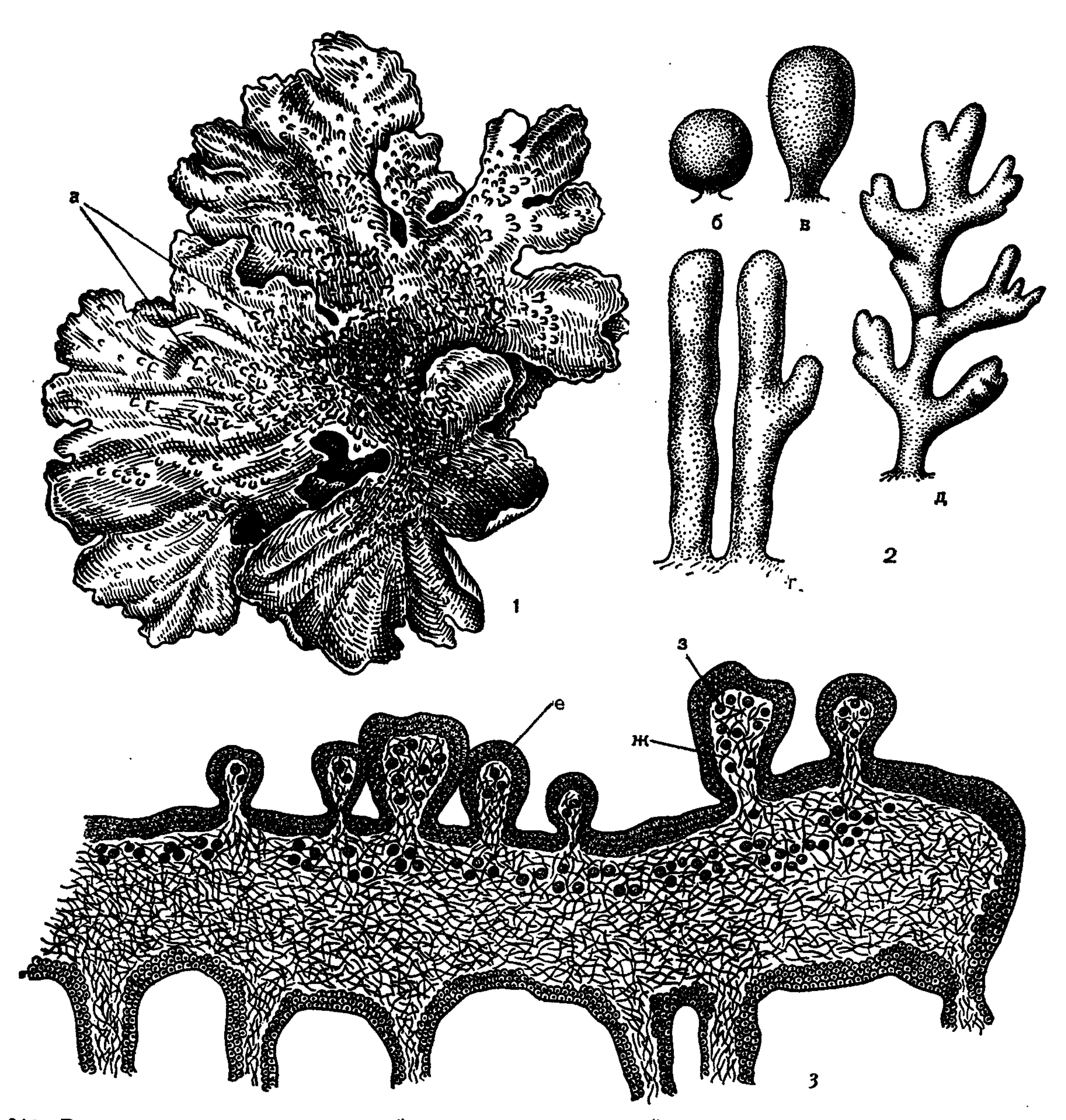


Рис. 312. Вегетативное размножение лишайников с помощью изидий:

1 — слоевище листоватого лишайника Parmelia exasperatula с изидиями (*а*); *2* — различная форма изидий (*б* — шаровидная, *в* — булавовидная, *г* — цилиндрическая, *д* — коралловидная); *3* — поперечный разрез через слоевище с изидиями (*е* — коровой слой, *ж* — гифы гриба, *з* — водоросли).

сте образования соредий каждая клетка водорослей делится на несколько дочерних клеток. В то же время гифы гриба начинают сильно ветвиться, делятся на множество клеток и окружают каждую из дочерних клеток водоросли. В результате этого процесса под коровым слоем слоевища образуется масса водорослей, оплетенная коротковетвящимися многоклеточными гифами. Спустя некоторое время она распадается на отдельные клубочки, каждый из которых представляет собой соредий. Когда клубочков образуется очень много, их масса начинает давить на коровой слой лишайника, тот не выдерживает, разрывается и соредии выступают наружу, на поверхность слоевища (рис. 311, *2*). Здесь они образуют порошистую массу, которая легко сдувается и разносится ветром. Попавший в благоприятные условия соредий начинает разрастаться и сразу развивается в новое слоевище лишайника.

Обычно на поверхности слоевища соредии образуют скопления определенной формы, называемые с о р а л я м и. У каждого вида лишайника, образующего сорали, их форма и расположение на слоевище постоянны. Например, у цетрарии морщинистой (Cetraria pinastri) сорали всегда имеют вид ярко-желтой каймы по краям лопастей (рис. 311,*7*), у эвернии прунастри (Evernia prunastri) и лобарии легочной (Lobaria pulmonaria) они представляют собой белые округлые пятна (табл. 47, *1*). У гипогимнии вздутой (Hypogymnia physodes) сорали образуются на вершине лопастей и имеют губовидную форму, а у менегации продырявленной они бывают манжетовидной формы и т. д. (табл. 52, *2*; рис. 311, *5*).

Соредии встречаются приблизительно у 30% видов лишайников, главным образом у высокоорганизованных форм. Как правило, виды, образующие соредии, очень редко формируют плодовые тела, и, наоборот, соредии почти не встречаются у лишайников, развивающих апотеции или перитеции. Так, их очень редко можно наблюдать на слоевищах накипных и слизистых лишайников. Соредиеобразование возникло, очевидно, уже в более поздний период существования лишайников.

И з и д и и — маленькие разнообразной формы выросты верхней поверхности слоевища, одного цвета с ней, а иногда более интенсивной окраски. Они имеют вид бородавочек, зернышек, цилиндрических, булавовидных или кораллловидных выростов, иногда маленьких листочков (рис. 312). Если сделать анатомический разрез через изидии, то можно видеть, что внутри их находятся клетки фикобионта лишайника, окруженные грибными гифами (рис. 312, *3*). Характерным признаком изидий является то, что они, в отличие от соредий, всегда снаружи покрыты коровым слоем. Если соредии образуются в результате разрыва корового слоя, то изидии — в результате его выпячивания. Форма изидий для каждого вида совершенно определенна и постоянна.

Оторванные от слоевища изидии в благоприятных условиях разрастаются в новые слоевища. Однако значение изидий в размножении лишайников не так велико по сравнению с соредиями. Очевидно, это связано с тем, что обычно изидии не отрываются от слоевища так легко, как соредии, а обламываются лишь животными или человеком. Изидии не только служат для размножения, но и выполняют определенную роль в увеличении ассимиляционной поверхности слоевища лишайника.

Изидии встречаются реже, чем соредии. Они известны приблизительно у 15% видов лишайников. Как и соредии, они характерны главным образом для высокоразвитых форм — кустистых и листоватых лишайников.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИШАЙНИКОВ

СПОСОБЫ ПИТАНИЯ ЛИШАЙНИКОВ

Лишайники представляют для физиологических исследований сложный объект, так как состоят из двух физиологически противоположных компонентов — гетеротрофного гриба и автотрофной водоросли. Поэтому приходится сначала отдельно изучать жизнедеятельность мико- и фикобионта, что делается с помощью культур, а затем жизнь лишайника как целостного организма. Понятно, что такая «тройная физиология» — трудный путь исследования, и не удивительно, что в жизнедеятельности лишайников кроется еще много загадочного. Однако общие закономерности их обмена веществ все же выяснены.

Довольно много исследований посвящено процессу фотосинтеза у лишайников. Так как лишь небольшая часть их слоевища (5—10% объема) образована водорослью, которая тем не менее является единственным источником снабжения органическими веществами, встает существенный вопрос об интенсивности фотосинтеза в лишайниках.

Как показали измерения, интенсивность фотосинтеза у лишайников намного ниже, чем у

высших автотрофных растений. Так, например, отношение продуктивности ассимиляции у листоватых лишайников к продуктивности ассимиляции у картофеля составляет в среднем 1 : 16. Но такая интенсивность все же обеспечивает нормальную жизнедеятельность лишайников, что легко объясняется, если учесть наличие частых периодов значительной экологической депрессии (высыхание) и большую пластичность всего аппарата метаболизма лишайников, позволяющую им переносить эти периоды и быстро возвращаться к жизнедеятельности даже в условиях низкой температуры, незначительного содержания углекислоты и пр., в которых другие растения погибают или прекращают жизнедеятельность. Этим же, конечно, следует объяснить и медленный рост лишайников.

Процесс фотосинтеза у лишайников зависит от многих экологических факторов (освещенности, температуры, влажности и пр.). Хлоропласты клеток водоросли в слоевище под коровым слоем из гиф получают несколько меньше света, чем хлоропласты под эпидермисом в листьях высших растений. Но эта разница небольшая, зато коровой слой, покрывающий слоевище, выполняет функцию защиты от чрезмерно интенсивной радиации в открытых местах. Максимальная интенсивность фотосинтеза наблюдается у лишайников при освещенности в пределах 4000—23 000 *лк* — такие показатели освещенности характерны для большинства их местообитаний в тундрах, лесотундрах, светлых хвойных лесах. А там, где освещенность выше, слоевище защищено темными пигментами, содержащимися в коровом слое (например, париетином), и лишайниковыми веществами (например, атранорином).

Температурный оптимум фотосинтеза для большинства лишайников находится в пределах от +10 до +25 °С, но они поглощают углекислоту и при более высокой (до +35 °С) и более низкой температуре (даже до —25 °С). Особенно примечательна способность лишайников ассимилировать CO_2 при низкой температуре. Многими опытами подтверждено интенсивное поглощение углекислоты лишайниками при —5, —10 °С и даже при более низкой температуре. В таких условиях у большинства высших растений ассимиляции не происходит, в межклетниках накапливается лед, происходит обезвоживание и повреждение клеток. По-видимому, в слоевищах лишайников совершенно другой тип водного режима, и вода, находящаяся главным образом между гифами, превращаясь в лед, не служит препятствием для их жизнедеятельности и поглощения углекислоты. В то же время высокая температура (выше +35 °С) останавливает у них процесс фотосинтеза, и в этом отношении лишайники сильно отличаются от высших растений, у которых фотосинтез продолжается даже при температуре от +30 до +50 °С.

Для нормальной фотосинтетической активности слоевище должно содержать определенное количество воды, зависящее от анатомо-морфологического типа лишайника. В общем в толстых слоевищах оптимальное содержание воды для активного фотосинтеза ниже, чем в тонких и рыхлых слоевищах. При этом весьма существенно то обстоятельство, что многие виды лишайников, особенно в сухих местообитаниях, вообще редко или по крайней мере очень нерегулярно снабжаются оптимальным количеством внутрислоевищной воды. Ведь регуляция водного режима у лишайников происходит совсем по-иному, чем у высших растений, имеющих специальный аппарат, способный контролировать получение и расходование воды. Лишайники усваивают воду (в виде дождя, снега, тумана, росы и пр.) очень быстро, но пассивно всей поверхностью своего тела и отчасти ризоидами нижней стороны. Такое поглощение слоевищем воды представляет собой простой физический процесс, как, например, впитывание воды фильтровальной бумагой. Лишайники способны впитывать воду в очень больших количествах, обычно до 100—300% от сухой массы слоевища, а некоторые слизистые лишайники (коллемы, лептогиумы и др.) даже до 800—3900%.

Минимальное содержание воды в лишайниках в природных условиях составляет примерно 2—15% от сухой массы слоевища.

Отдача воды слоевищем также происходит довольно быстро. Насыщенные водой лишайники на солнце через 30—60 *мин* теряют всю свою воду и делаются хрупкими, т. е. содержание воды в слоевище становится ниже минимально необходимого для активного фотосинтеза. Из этого вытекает своеобразная «аритмичность» фотосинтеза лишайников — его продуктивность меняется в течение дня, времени года, ряда годов в зависимости от общих экологических условий, особенно гидрологических и температурных.

Имеются наблюдения, что многие лишайники более активно фотосинтезируют в утренние и вечерние часы и что фотосинтез продолжается у них и зимой, а у напочвенных форм даже под нетолстым снеговым покровом.

С фотосинтетической деятельностью непосредственно связано дыхание лишайников. Показано, что оно в общем ниже, чем у высших растений, и составляет в среднем 0,2—2,0 *мг* выделяемой CO_2 на 1 *г* сухой массы за 1 *ч*. Так как у большинства лишайников в слоевище по объему и массе преобладает грибной компонент,

то полагают, что интенсивность дыхания в основном обусловливается жизнедеятельностью микобионта. Дыхание, как и фотосинтез, зависит от содержания воды в слоевище и от температуры. В общем увеличение содержания воды до максимального насыщения сопровождается последовательным повышением интенсивности дыхания, и, наоборот, при уменьшении содержания воды дыхание ослабляется, все же сохраняясь при очень незначительных количествах воды в слоевище, даже при воздушно-сухом его состоянии. Амплитуда температуры, при которой возможно дыхание лишайников, широка: от —15 до +30, +50 °С, при этом оптимум дыхания обыкновенно наблюдается в пределах от +15 до +20 °С. При повышении температуры от 0 до +35 °С интенсивность дыхания возрастает, а при +35 °С поглощение и освобождение CO_2 уравновешиваются.

В общем процессы дыхания у лишайников подчиняются тем же закономерностям, что и у других автотрофных растений, но имеются и некоторые особенности. Основная из них — низкая интенсивность дыхания. С другой стороны, для лишайников характерна высокая устойчивость дыхания к высушиванию и низкой температуре. Это можно считать приспособлением к жизни в неблагоприятных местообитаниях — полярно-арктических пустынях, с одной стороны, и настоящих аридных пустынях, с другой стороны.

Общепризнано, что органические вещества, синтезируемые в лишайниковом слоевище фикобионтом, используются грибным компонентом лишайника. Но как протекает передача ассимилятов от фикобионта к микобионту и в виде каких соединений, не было известно до последнего времени. Лишь применение радиоактивного углерода C^{14} внесло в этот сложный вопрос некоторую ясность. Теперь установлено, что в клетках фикобионта из сине-зеленых водорослей (в основном у ностока) образуется при фотосинтезе глюкоза (по некоторым новейшим данным глюкозан, который под воздействием какого-то грибного энзима превращается в глюкозу), которая поглощается грибом, превращаясь в маннит. У лишайников с фикобионтом из зеленых и желто-зеленых водорослей подвижными углеводами являются многоатомные спирты: у требуксии (Trebouxia) и мирмеции (Myrmecia) — рибит, у трентеполии (Trentepohlia) и фикопелтиса (Phycopeltis) — эритрит, у гетерококкуса (Heterococcus), хиалококкуса (Hyalococcus) и трохисции (Trochiscia) — сорбит. Интересно, что многоатомные спирты выделяют только лишайниковые фикобионты, у свободноживущих водорослей они не обнаружены. Это указывает на то, что симбиоз изменяет метаболизм водоросли. Далее очевидно, что микобионт активно влияет на водорослевые клетки, стимулируя выделение необходимых для своего питания ассимилятов. Но как? Определенного ответа на этот вопрос пока еще нет. Предполагают, что гриб выделяет органические кислоты, которые снижают pH, что, в свою очередь, вызывает увеличение проницаемости водорослевых клеток. Но это может быть и какой-то энзим, гидролизирующий продукты ассимиляции, которые в других условиях пошли бы на построение клеточных стенок водорослей. Имеются наблюдения, что лишайниковые вещества (например, усниновая кислота — подробнее см. в разделе «Химический состав лишайников») также увеличивают проницаемость водорослевых клеток.

Наконец, некоторые ученые предполагают, что стимуляция фикобионта со стороны грибных гиф в слоевище происходит просто путем физического контакта.

Важным компонентом в питании лишайников является азот. Те лишайники, которые имеют в качестве фикобионта зеленые водоросли (а их большинство), воспринимают соединения азота из водных растворов, когда их слоевища пропитываются водой. Возможно, что часть азотистых соединений лишайники берут и прямо из субстрата — почвы, коры деревьев и т. д. Экологически интересную группу составляют так называемые нитрофильные лишайники, растущие в местообитаниях, богатых азотистыми соединениями, — на «птичьих камнях», где много экскрементов птиц, на стволах придорожных деревьев и т. д. (виды ксантории, фисции, калоплаки и др.). Лишайники, имеющие в качестве фикобионта сине-зеленые водоросли (особенно ностоки), способны фиксировать атмосферный азот, так как этой способностью обладают содержащиеся в них водоросли. В опытах с такими видами (из родов коллема, лептогиум, пельтигера, лобария, стикта и др.) было установлено, что их слоевища быстро и активно поглощают атмосферный азот. Эти лишайники часто селятся на субстратах, весьма бедных азотистыми соединениями. Бо́льшая часть азота, фиксированного водорослью, направляется микобионту и лишь незначительная часть используется самим фикобионтом. Имеются данные, что микобионт в слоевище лишайника ведет активный контроль над освоением и распределением азотистых соединений, фиксированных из атмосферы фикобионтом.

Что касается других компонентов питания, участвующих в обмене веществ лишайников, особенно минеральных элементов, то бросается в глаза способность лишайников накап-

ливать в своем слоевище те вещества, которые в таких количествах для его нормальной жизнедеятельности, казалось бы, и не нужны. Так, например, определения показали, что обычный напочвенный лишайник диплошистес (Diploschistes scruposus) может содержать в своем слоевище в 10 раз больше цинка (9,34% сухого вещества), чем его имеется в том же объеме почвы с данного местообитания. Биологический смысл такого избирательного накапливания отдельных веществ не установлен.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИШАЙНИКОВ

В состав лишайников входят многие элементы и вещества. Все их можно разделить на две большие группы — первичные и вторичные. К первичным относятся те вещества, которые непосредственно принимают участие в клеточном обмене веществ; из них построено тело лишайников. К вторичным относятся конечные продукты обмена веществ, располагающиеся обычно на стенках гиф. Многие из этих вторичных лишайниковых веществ (в более старой литературе их называли лишайниковыми кислотами) специфичны для лишайников и не встречаются в организмах из других систематических групп.

Первичные вещества в лишайниках в общем те же, что и в других растениях. Оболочки гиф в лишайниковом слоевище составлены в основном углеводами. Часто обнаруживается в гифах хитин ($C_{30}H_{50}N_4O_{19}$). Характерной составной частью гиф является полисахарид лихенин $(C_6H_{10}O_5)_n$, называемый лишайниковым крахмалом. Реже встречающийся изомер лихенина — изолихенин — найден, кроме оболочек гиф, в протопласте. Из высокомолекулярных полисахаридов в лишайниках, в частности в оболочках гиф, встречаются гемицеллюлозы, являющиеся, очевидно, резервными углеводами. В довольно большом количестве (3—5% от воздушно-сухой массы) встречаются низкомолекулярные углеводы — дисахариды (сахароза, α-трегалоза, умбилицин), полиспирты (эритрит, D-маннит, волемит, сифулит). В межклеточных пространствах у некоторых лишайников обнаружены пектиновые вещества, которые, впитывая в большом количестве воду, набухают и ослизняют слоевище. В лишайниках встречаются также многие ферменты — инвертаза, амилаза, каталаза, уреаза, зимаза, лихеназа, в том числе и внеклеточные. Из азотсодержащих веществ в гифах лишайников обнаружены многие аминокислоты — аланин, аспарагиновая кислота, глютаминовая кислота, лизин, валин, тирозин, триптофан и др. Фикобионт продуцирует в лишайниках витамины, но почти всегда в малых количествах. Обнаружены аскорбиновая кислота (витамин С), биотин (Н), кобаламин (B_{12}), никотиновая кислота (B_5 или PP) и некоторые другие витамины.

Лишайники обладают удивительной способностью извлекать из окружающей среды и накапливать в своем слоевище различные элементы, в том числе и радиоактивные. В США после испытаний атомного оружия в умбиликарии (Umbilicaria mammulata) был обнаружен радиоактивный цезий в количестве, губительном для высших растений. В лишайниках накапливается намного больше цинка, кадмия, олова и свинца, чем в мхах и цветковых растениях.

Иногда наблюдается явный параллелизм между минеральным составом лишайников и содержанием веществ в субстрате. В Югославии были проведены химические анализы коры дуба и лишайников (эвернии), населявших стволы дубов, которые показали это с полной очевидностью (табл. III).

Таблица III

Минеральный состав коры дуба и лишайников (по Миковичу и Стефановичу)

Вещества	Содержание веществ (в %)	
	в коре дуба	в лишайниках
Вода	9,15	10,35
Зола	3,95	2,54
SiO_2	4,03	28,42
P_2O_5	1,12	6,37
SO_4	3,20	5,53
CaO	66,58	25,45
MgO	1,10	5,04
Fe_2O_3	0,66	3,16
Al_2O_3	3,79	9,04
Mn_3O_4	0,39	0,36
K_2O	7,60	8,96
Na_2O	1,11	1,50

У некоторых лишайников, особенно растущих на камнях и скалах, накапливаются соли железа, придающие слоевищу ржаво-красный цвет (например, у ризокарпона — Rhizocarpon oederi). У многих видов в слоевище накапливается щавелевокислый кальций (CaC_2O_4), иногда в очень большом количестве. Например, у аспицилии съедобной (Aspicilia esculenta) он составляет до 66% от сухой массы. Биологическое значение этого вещества в слоевище лишайников неизвестно.

Фотосинтезирующие пигменты хлорофилл *a* и хлорофилл *b* встречаются в фикобионте лишайника в меньшем количестве, чем у высших растений. В последнее время в некоторых видах обнаружены каротины (β-каротин, γ-каротин) и ксантофиллы.

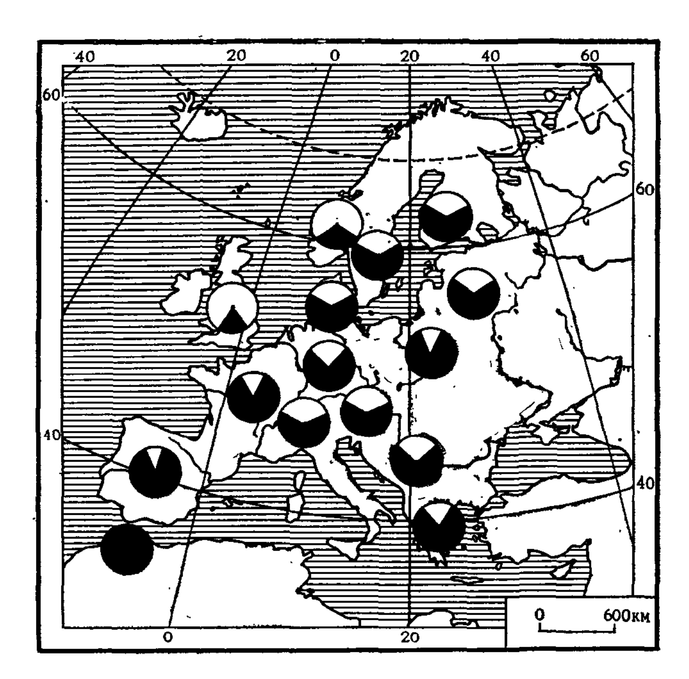


Рис. 313. Соотношения оливеторовой (белая часть круга) и физодовой кислот (черная часть круга) в слоевище Pseudevernia furfuracea в Европе и Северной Африке.

Вторичные лишайниковые вещества представляют большую группу органических соединений, относящихся к разным биосинтетическим группам. Сейчас их известно уже около 250, и каждый год химики обнаруживают еще 3—4 новых.

Из этого числа примерно 75 являются специфическими лишайниковыми веществами, т. е. встречаются только в лишайниках, остальные содержатся и в других организмах, особенно в грибах.

Количество вторичных лишайниковых веществ в слоевищах лишайников колеблется в довольно широких пределах, обычно их бывает 0,1—2% от воздушно-сухой массы, реже до 2—5%. Так, например, атранорин содержится в пределах 1,2—3%, фумарпротоцетрариевая кислота — 0,5—1,5%, гирофоровая кислота — 1—4%, салациновая кислота 4—6%, усниновая кислота — 0,2—4,0% и т. д. В некоторых исключительных случаях концентрация лишайниковых веществ в слоевище может быть очень высокой. Так, например, в пармелии окрашенной (Parmelia tinctorum) леканоровой кислоты содержится 36% от сухой массы.

Что касается генезиса лишайниковых веществ, то об этом известно еще очень мало. Ясно одно — эти вещества образуются микобионтом лишайника в симбиозе с фикобионтом, т. е. углеводы, синтезированные фикобионтом, превращаются в лишайниковые вещества микобионтом. Сам по себе гриб, выделенный из слоевища лишайника, почти никогда специфического лишайникового вещества не образует.

Несмотря на тщательное, в течение почти ста лет, изучение лишайниковых веществ, даже в настоящее время мы еще очень мало знаем об их биологическом значении. На этот счет имеется несколько объяснений, но большинство из них носит гипотетический характер.

Существует мнение, что вторичные вещества защищают лишайники от поедания животными. В то же время известно, что многие кустистые лишайники, содержащие горькие вещества, хорошо поедают животные — северные олени, карибу, улитки, пауки и др.

Но лишайники весьма резистентны в отношении бактерий. Против них лишайниковые вещества выполняют, несомненно, защитную функцию.

Многие исследователи считают лишайниковые вещества резервом дополнительного питания, но экспериментальные данные этого не подтверждают — при ухудшении условий питания количество лишайниковых веществ в слоевище не уменьшается.

Иногда лишайниковые вещества рассматриваются как отходы обмена веществ, что также является сомнительным. Для этого они слишком многообразны в химическом отношении и появляются в одинаковой химической форме у систематически и экологически очень далеких видов.

Большинство лишайников очень медленно растет, что резко снижает их способность конкурировать с другими организмами за пространство и другие условия существования. По-видимому, лишайниковые вещества являются одним из видов «оружия» в суровой борьбе за существование. Установлено, что лишайниковые вещества подавляют рост грибов и мхов (последние чаще всего являются конкурентами лишайников) и всхожесть семян цветковых растений.

Некоторые авторы считают, что биологическое значение лишайниковых веществ может заключаться в защите гиф от чрезмерного смачивания водой и обеспечении внутренней атмосферы для фотосинтеза. Но и это предположение не нашло фактического подтверждения. Более вероятно, что окрашенные лишайниковые вещества (пигменты) действуют как светофильтры, защищающие фикобионт от чрезмерной радиации. Установлено, что некоторые лишайники в более освещенных местообитаниях всегда содержат больше пигментов (например, париетина).

Интересные данные получены в последнее время в отношении функционального значе-

ния атрапорина — вещества, содержащегося во многих лишайниках. Установлено, что оно чаще и в большем количестве встречается у тенелюбивых и теневыносливых видов. Атранорин, генерируя коротковолновой свет, повышает эффективность фотосинтеза в фикобионте.

Некоторые экспериментальные данные показывают, что лишайниковые вещества способствуют передвижению углеводов, синтезируемых фикобионтом, в гифы микобионта. В этом может заключаться одна из важных функций лишайниковых веществ.

Лишайники часто бывают пионерами заселения свободных субстратов (поверхность скал и камней, древесины и пр.). Установлено, что лишайниковые вещества играют определенную роль и в этом процессе. Они разрушающе действуют на твердые минеральные субстраты и являются тем самым зачинателями почвообразовательного процесса.

Таким образом, очевидно, что лишайниковые вещества могут выполнять различные функции, но необходимо приложить еще много усилий, чтобы окончательно раскрыть их биологическую роль.

Лишайниковые вещества имеют большое значение в систематике лишайников: определенные виды, группы видов или роды содержат определенные вещества. При распознавании видов многих родов, особенно морфологически близких, необходимо аналитически определять лишайниковые вещества. Для этого разработана методика микрокристаллизации веществ: под влиянием определенных реактивов образуются специфические для каждого вещества кристаллы, которые затем изучают под микроскопом и определяют по эталонам или фотоснимкам. Широко используются и другие, более сложные методы. В простейшем случае применяют реактивы — парафенилендиамин, KOH, $Ca(ClO)_2$, KOH + $Ca(ClO)_2$ и др., которые, реагируя с различными веществами, дают разную окраску коры или сердцевины слоевища лишайников. Цветные реакции широко используются при определении лишайников.

Среди лишайников имеется группа видов, у которых в разных частях ареала разный состав лишайниковых веществ (рис. 313), поэтому в последнее время в таксономии лишайников возникло особое направление — хемотаксономия (химическая таксономия).

Некоторые лихенологи считают химические вариации морфологически единого вида самостоятельными видами, другие же называют их просто химическими расами одного и того же вида.

РОСТ ЛИШАЙНИКОВ

Лишайники считаются медленнорастущими организмами, и это действительно так. Однако у различных видов средний годовой прирост неодинаков, и один и тот же вид в различных географических районах и экологических условиях может расти с существенно различной скоростью.

Самые медленнорастущие лишайники — накипные, особенно литофильные. Так, у ризокарпона географического (Rhizocarpon geographicum) радиальный прирост всегда меньше 1 *мм* в год, а в высокоарктических условиях он составляет лишь 0,25—0,5 *мм* в год. Намного быстрее растут листоватые и кустистые формы. «Рекорд» принадлежит кустистой рамалине сетчатой (Ramalina reticulata). У этого вида в Северной Америке был установлен прирост 90 *мм* за 7 наиболее влажных и прохладных месяцев или 36,5 *мм* за средний по влажности год. Весьма быстро растут пельтигеры — обычные крупнопластинчатые лишайники, поселяющиеся на почве и мхах. Их прирост нередко равняется 1—3 *см* в год. Из кустистых лишайников сравнительно быстро растут также кладонии, например виды оленьего ягеля (Cladonia rangiferina, C. sylvatica, C. alpestris и др.), которые во всех зонах — в тундрах, лесах, высокогорьях — дают прирост в длину 2—7 *мм* в год. Но и среди листоватых и кустистых лишайников встречаются весьма медленнорастущие. Так, умбиликария цилиндрическая (Umbilicaria cylindrica), обильно покрывающая скалы и камни в тундрах и высокогорьях, в Швейцарских Альпах вырастала не более чем на 0,004 *мм* в год.

Скорость роста слоевища лишайников существенно зависит от общих экологических условий — температуры, осадков, влажности воздуха. На крупных территориях со сравнительно одинаковым климатом она может оставаться более или менее одинаковой. Так, виды диплошистеса (Diploschistes) в континентальных районах США вырастали на 0,5 *мм*, в Европе — на 2—3 *мм* в год.

Прирост лишайников наиболее интенсивен в начальных стадиях развития, когда синтезируемые фикобионтом органические вещества поступают довольно равномерно во все части слоевища. Когда слоевище приобретает более крупные размеры и становится толще, его прирост замедляется, а у некоторых видов совсем прекращается или слоевище в центре разрушается и дальше растет лишь в периферических частях. Так, например, пармелия центрифужная (Parmelia centrifuga) образует в Арктике слоевища диаметром до 1 *м*, но живым и растущим является только их наружный край

шириной 5—10 *см*, тогда как вся внутренняя часть их погибает.

В течение года лишайники растут неравномерно. Точные измерения показали, например, что прирост пармелии в окрестностях Вашингтона (США) в сентябре составлял 1,06, в октябре — 0,40, в ноябре — 0,40, в декабре — 0,70, а в январе и феврале — по 0,16 *мм*.

Замедленный рост многих, особенно накипных, лишайников обусловливает и длительность их жизни. Так, например, возраст отдельных слоевищ ризокарпона (Rhizocarpon geographicum) достигает 4000 лет, аспицилии (Aspicilia cinerea)—1000 лет, умбиликарии (Umbilicaria cylindrica)— 200 лет и т. д. В среднем возраст большинства листоватых и кустистых форм не превышает 50—100 лет.

То, что продолжительность жизни многих видов лишайников велика, а прирост их в пределах определенной климатической области более или менее постоянен, привело к идее использовать их для определения возраста населяемых ими субстратов. Соответствующий метод был назван л и х е н о м е т р и е й. На субстрате измеряют диаметр самых больших слоевищ лишайников и тогда, зная их среднегодовой прирост в данной местности, вычисляют минимальный возраст этого субстрата. Так был определен возраст многих ледниковых морен в Арктической Канаде и Гренландии, установлена динамика движения ледников, скартированы геоморфологические движения и пр. Этот метод весьма успешно применяют гляциологи, геологи и другие исследователи в повседневной работе при датировке ландшафтных процессов. Однако для лихенометрической датировки применимы лишь те медленнорастущие лишайники (особенно виды ризокарпона, аспицилии, гематоммы, лецидеи, леканоры, калоплаки), для которых точно установлен среднегодовой прирост слоевища в данной местности. Использование сведений о приросте, полученных в других областях, недопустимо. Достоверные данные о приросте какого-либо вида в определенных местных условиях получают измерениями контрольных слоевищ из года в год, измерением слоевищ на субстратах с известной давностью и т. д.

Интересна история лихенометрической датировки гигантских статуй на острове Пасхи, о которых так увлекательно писал Тур Хейердал в своей книге «Аку-Аку». Возраст этих статуй (их свыше 600) был для ученых загадкой. Точные радиокарбонные датировки их не удавались, так как все статуи вытесаны из вулканического туфа. Тогда немецкий лихенолог Г. Ф о л л ь м а н н применил лихенометрический метод. В основу были положены детальные фотоснимки, сделанные с 1914 по 1961 г. На них были хорошо видны розетки трех видов лишайников — диплошистеса (Diploschistes anactinus), фисции (Physcia picta) и лецидеи (Lecidea paschalis). Сравнение площадей одних и тех же слоевищ на фотоснимках, сделанных в 1914 и 1961 гг., показало, что годовой прирост этих лишайников равен соответственно 8, 12 и 17 *мм* в год. Теперь было уже легко установить, что минимальный возраст статуй 430 лет. Позже эти результаты совпали с археологическими данными.

ОТНОШЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ К СУБСТРАТУ И ДРУГИМ ФАКТОРАМ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Субстрат. Медленный рост слоевища не дает возможности лишайникам в более или менее благоприятных местообитаниях конкурировать с быстрорастущими цветковыми растениями или мхами. Поэтому обычно лишайники заселяют такие экологические ниши, где условия существования слишком суровы для других растений. Так, они обладают удивительной способностью расти на самых разнообразных субстратах: каменистых породах (известняках, гранитах, гнейсах, кварцах и др.), почве, коре деревьев, на хвое, листьях вечнозеленых растений, на мхах, гниющей древесине, на гниющих растительных остатках. Лишайники поселяются также на стекле, костях, коже, железе, тряпках и других предметах, при этом важно лишь одно — чтобы эти предметы пролежали неподвижно довольно длительное время.

Хотя среди лишайников и встречаются такие, которые способны расти на самых разных субстратах, все же большинство видов обладают избирательной способностью и поселяются на немногих или даже только на одном определенном субстрате.

По отношению к субстрату и другим условиям местообитания среди лишайников различают несколько основных крупных экологических групп: э п и л и т н ы е лишайники — живущие на поверхности горных пород, э п и ф и т н ы е — растущие на коре деревьев и кустарников, э п и к с и л ь н ы е — обитающие на гниющей древесине, э п и г е й н ы е — растущие на поверхности почвы, э п и ф и л л ь н ы е — развивающиеся на хвое и листьях вечнозеленых растений, э п и б р и о ф и т н ы е — обитающие на дерновинках мхов, и другие.

В различных местообитаниях на скалах, почве, стволах деревьев и т. д. лишайники образуют растительные группировки — с и н у з и и, которые характеризуются определенным видовым составом и определенными морфологическими типами. На распределение ли-

шайников влияют как физические, так и химические свойства субстрата. Так, среди эпилитных лишайников можно различить группу кальцефилов, поселяющихся исключительно на известняках, доломитах и других горных породах, содержащих известь, и группу кальцефобов, растущих только на поверхностях неизвестковых пород: гранитах, гнейсах, кварцах и др. Обе эти группы отличаются друг от друга видовым составом. Например, на известняках встречается довольно большое количество лишайников с эндолитными слоевищами, целиком или частично погруженными в субстрат. Это связано с хорошей растворимостью известняков: гифы лишайников, выделяя лишайниковые кислоты, легко растворяют известковые породы и проникают на довольно большую глубину — до 10 *мм*, а иногда даже более 30 *мм*. Среди кальцефобов очень мало эндолитных лишайников и почти нет видов со слоевищем, целиком погруженным в субстрат. В то же время для них характерно преобладание видов со слоевищем, имеющим форму ареолированной корочки.

Обычно на поверхности скал очень обильно развиваются накипные лишайники (ризокарпоны, лецидеи, калоплаки, леканоры, гематоммы и др.), слоевища которых образуют на скалах пестрые яркие пятна (табл. 42, *1*, *2*; 55, внизу справа). Но нередко вместе с ними на скалах растут и некоторые листоватые лишайники — пармелии, умбиликарии, ксантории, лептогиумы и др. (табл. 42, *5*, *7*; 47, *3*, *6*; 55, вверху справа). В горных и арктических районах одним из очень характерных эпилитных лишайников является, например, листоватый красно-оранжевый лишайник ксантория элегантная (Xanthoria elegans). В некоторых горных районах Центральной Азии этот вид достигает такого колоссального развития, что отдельные горные массивы принимают сплошной оранжевый оттенок. Среди кустистых лишайников типичных эпилитов сравнительно немного (лишайники рода Neuropogon, некоторые виды Alectoria, Ramalina и др., табл. 55, вверху справа).

Эпигейные лишайники чаще всего поселяются на песчаных, торфянистых и сильно щебнистых почвах, бедных питательными веществами и непригодных для произрастания других растений. Многие из этих лишайников являются ацидофильными, т. е. живущими на почве с кислой реакцией. Например, кладонии и цетрарии обычно лучше растут на кислых почвах при концентрации водородных ионов (pH) в пределах 3—7,4. Среди эпигейных лишайников много кустистых видов — кладонии, цетрарии, алектории, стереокаулона и др. (табл. 56). Из листоватых эпигейных лишайников наиболее широко распространены виды пельтигеры, а из накипных на почвах чаще всего встречаются представители семейства лецидеевых (Lecidea, Biatora, Bacidia, Toninia и др.). В степных и пустынных областях земного шара среди напочвенных лишайников преобладают виды с чешуйчатым слоевищем (роды Psora, Dermatocarpon, Endocarpon и др.).

На группировки эпигейных лишайников субстрат оказывает существенное влияние. Так, по видовому составу лишайниковые синузии песчаных почв отличаются от синузий торфянистых почв или почв, богатых известью; в значительной степени это обусловлено реакцией субстрата (pH). Например, на бедных песчаных почвах широко встречается синузия накипных лишайников Lecidea uliginosa и Baeomyces roseus; для торфянистых почв характерна другая синузия, образованная накипными лишайниками Icmadophila ericetorum и Lecidea granulosa, а для почв, богатых известью, — синузия Toninia coeruleonigricans и Fulgensia bracteata.

Но особенно сильно физические и химические свойства субстрата влияют на эпифитные лишайники. Для них большое значение имеют структура коры, ее расчленение, жесткость, частота отслаивания и другие особенности. Эпифитная лишайниковая растительность разных древесных пород, как правило, различается по составу. Например, на стволах сосен обычна синузия, образованная гипогимнией и псевдэвернией (Hypogymnia physodes и Pseudevernia furfuracea). На дубах, липах и других лиственных породах эти лишайники обычно не встречаются, зато здесь обильно развиваются виды листоватой пармелии (особенно Parmelia sulcata, P. caperata и некоторые другие) и кустистые рамалины и эвернии (Evernia prunastri, табл. 49, *1*). Для стволов осин характерны группировки, образованные видами фисции, ксантории, калоплаки и др. (табл. 55, вверху слева).

Видовой состав лишайниковых группировок зависит не только от вида дерева, но и от его возраста. В данном случае особенно сильно проявляется влияние физических свойств коры. Так, например, на молодых деревьях лиственных пород, имеющих гладкую тонкую кору, обычно развиваются накипные лишайники с эндофлеодным слоевищем (виды опеграфы, артонии, графиса и др.). С возрастом свойства коры меняются: она становится грубее, на ней появляются трещины и шероховатости. Меняется и состав живущих на ней лишайников. На такой коре поселяются уже листоватые и кустистые лишайники (виды пармелии, эвернии, рамалины), а из накипных —

многочисленные виды леканор, лецидей и др. (табл. 53, 54).

Кроме того, состав эпифитных синузий лишайников на одном и том же стволе дерева различен в зависимости от высоты над землей; в этом случае на распределение лишайников оказывают влияние не только физические особенности коры, но и экологические факторы — освещенность, влажность и некоторые другие.

Однако, несмотря на тесную зависимость, существующую между лишайниками и субстратом, на котором они поселяются, до сих пор с достоверностью еще неизвестно, используют лишайники субстрат только как место прикрепления или они извлекают из него некоторые питательные вещества, необходимые для их жизнедеятельности. С одной стороны, способность лишайников расти на субстратах, бедных питательными веществами, дает основание считать, что они используют субстрат лишь как место прикрепления. Однако, с другой стороны, избирательная способность, проявляемая лишайниками при расселении, строгая приуроченность большинства из них к определенному субстрату, зависимость видового состава лишайниковой растительности не только от физических, но и от химических свойств субстрата невольно наводят на мысль, что лишайники используют субстрат и как дополнительный источник питания. Это подтверждается и биохимическими исследованиями, проведенными в последние годы. Например, выяснилось, что у одного и того же вида лишайника, растущего на разных древесных породах, состав лишайниковых веществ может быть неодинаковым. Еще более очевидным доказательством служит открытие у лишайников внеклеточных ферментов, которые выделяются во внешнюю среду. Внеклеточные ферменты, такие, например, как инвертаза, амилаза, целлюлаза и многие другие, представлены в лишайниках довольно широко и обладают достаточно высокой активностью. Причем, как оказалось, они наиболее активны в нижней части слоевища, которой лишайник прикреплен к субстрату. Это указывает на возможность активного воздействия слоевища лишайников на субстрат с целью извлечения из него дополнительных питательных веществ.

Помимо свойств субстрата, на расселение лишайников большое влияние оказывают также климатические факторы — свет, влажность, температура.

Свет для лишайников необходим, как для всех фотосинтезирующих организмов. Отсутствие света или недостаточная его интенсивность препятствует их развитию. Хотя среди лишайников и встречаются тенелюбивые виды, все же большинство из них относятся к светолюбам. Обычно в очень тенистых лесах, особенно в густых еловых или буковых, где под кронами деревьев царит полумрак, лишайников очень мало. И наоборот, в светлых сосновых лесах лишайники развиваются в изобилии, образуя на почве сплошные ковры. Во влажных тенистых местообитаниях, куда проникает лишь небольшое количество света, как правило, развиваются накипные лишайники с порошковидными, соредиозными (покрытыми множеством соредий) слоевищами.

Свет оказывает решающее влияние и на жизнеспособность большинства лишайников. Так, некоторые из них образуют плодовые тела только в ярко освещенных местах (например, широко распространенный лишайник Hypogymnia physodes, а также Evernia prunastri, Pseudevernia furfuracea и др.).

Избыток света не препятствует развитию лишайников, а вызывает лишь некоторые морфологические изменения. У кустистых лишайников при ярком освещении появляются формы с более узкими лопастями и развивается более толстая, темноокрашенная кора с высокой концентрацией пигментов и окрашенных лишайниковых веществ. Как показали исследования, эти «защитные механизмы» обеспечивают лишайникам высокую устойчивость к большим дозам ультрафиолетовой и проникающей радиации, порядка 3,6—10 *эрг/см*². Благодаря этому, несмотря на яркое освещение и повышенный радиационный режим, характерные для высокогорий и полярных стран, лишайники здесь развиты в изобилии.

И все же у различных видов потребность в свете неодинаковая. Это можно хорошо наблюдать на одном и том же стволе дерева: лишайники, растущие на нижней его части, приспособлены к малой интенсивности освещения — они ассимилируют даже при освещенности 400 *лк*; выше па стволе дерева развиваются другие виды, у которых нижней границей для фотосинтеза является освещенность 1200 *лк*. Точно так же на крупных валунах синузии эпилитных лишайников на верхней поверхности отличаются от синузий отвесных поверхностей и от синузий, образовавшихся при их основании. Но совершенно очевидно, что в обоих случаях на расселение лишайников оказывают влияние условия не только освещенности, но и влажности.

Влажность является вторым очень важным фактором распределения лишайников по местообитаниям. Хотя лишайники относятся к числу наиболее засухоустойчивых растений, способных переносить без воды очень длительные периоды и выдерживать такое низкое содержание воды в слоевищах, при котором большинство растений погибает, влага все-таки

необходима для их развития. Это объясняется тем, что процессы фотосинтеза и дыхания происходят лишь во влажных слоевищах. Лишайники черпают влагу из разных источников — из дождевой воды, утренней и вечерней росы, талого снега, туманов, влажного воздуха. Способность использовать влагу воздуха — очень важная особенность лишайников, в этом они значительно превосходят высшие растения. Они могут абсорбировать водяной пар даже из очень сухого воздуха, с относительной влажностью всего 50%.

Потребность в воде колеблется у лишайников в широких пределах. Одни из них приспособились к существованию в таких крайних местообитаниях, как поверхность скал или почвы в условиях жарких пустынь, где дождей нередко не бывает в течение многих месяцев. Здесь единственным источником воды может быть утренняя роса, но и такого небольшого количества влаги этим лишайникам бывает достаточно для нормальной вегетации. С другой стороны, есть лишайники, ведущие подводный образ жизни или обитающие на скалах по берегам морей, рек и озер, на камнях и валунах в горных речках. Правда, из них сравнительно немногие живут под водой постоянно. Большинство является растениями-амфибиями: часть времени они ведут подводный образ жизни, а другую часть — воздушный, так как обычно поселяются на скальных поверхностях, омываемых только брызгами волн, или на морских скалах, затопляемых только во время приливов, в горных речках, наполненных водой лишь во время таяния ледников, а в остальное время имеющих сухие русла и т. д.

Благодаря различной потребности лишайников в воде фактор влажности является одним из основных, определяющих распределение лишайников по различным местообитаниям. По всей видимости, он играет даже бóльшую роль, чем освещенность. Особенно ярко это проявляется в районах с экстремальными условиями существования растений. Примером могут служить холодные пустыни Антарктики или жаркие пустыни Центральной Азии, где местообитания лишайников по своим условиям являются одинаково крайне ксеротическими. В таких местах именно влажность выступает фактором, лимитирующим развитие лишайников. Так, в Антарктике, например, лишайники поселяются главным образом в расщелинах скал, в понижениях между валунами и скалами, где летом скапливается вода от тающего снега, на скалах, расположенных вблизи тающих снежников, на участках скал, куда непрерывно наносится снег с расположенного вблизи ледника, и т. п. В пустыне Гоби, где условия существования настолько суровы, что даже лишайниковая растительность представлена очень бедно, лишайники, как правило, живут в тех местах, где хотя бы время от времени скапливается или стекает вода. На скалах это могут быть места временных водотоков, трещинки, небольшие ямки, основания скал.

Температура в жизни лишайников не играет той роли, какую играют другие климатические факторы. Лишайники проявляют удивительную устойчивость к воздействию как очень высокой, так и низкой температуры и относятся к одним из самых тепло- и холодоустойчивых растений. Температурный фактор никогда не выступает как лимитирующий в развитии лишайников. В условиях пустынь, например, лишайники легко переносят ежедневное нагревание до +50, +60 °C, в то время как в полярных районах в течение длинной зимы они прекрасно себя чувствуют при температуре —40, —50 °C и даже ниже.

И все же лишайники не безразличны к влиянию температурного фактора: они способны фотосинтезировать только при определенной температуре окружающей среды. Оптимум фотосинтеза у лишайников умеренной зоны находится в пределах от +10 до +25 °C, а температурный минимум — между —7 и —13 °C. В полярных пустынях эти растения приспособлены к постоянному воздействию отрицательной температуры, это проявляется в сдвиге температурного оптимума ассимиляции углекислоты. Так, у арктических лишайников, например, наблюдалось поглощение углекислоты при —20... —25 °C. Лишайники Антарктики способны поддерживать положительный метаболический баланс при весьма низкой температуре даже находясь под покровом снега, так как выработали способность усваивать CO_2 при очень небольшом освещении, всего 500 *лк*.

В арктических и антарктических районах воздействие на лишайники отрицательной температуры сказывается также в сокращении периода вегетации этих растений. В Антарктике, например, лишайники вегетируют всего два летних антарктических месяца — декабрь и январь, да и то в течение только нескольких часов днем, когда температура воздуха становится положительной, ибо и летом каждую ночь в этом районе температура падает ниже нуля. Здесь на помощь лишайникам приходит их способность с первыми лучами солнца и повышением температуры быстро восстанавливать фотосинтез после долгого периода замерзания.

Биотические факторы. Помимо особенностей субстрата и климатических факторов, на лишайники в природе оказывают воздействие и так называемые биотические факторы: взаимо-

отношения между самими лишайниками, между лишайниками и другими растениями, между лишайниками и животными.

Изучение взаимоотношений между компонентами в лишайниковых синузиях показало, что внутри этих группировок существуют явления как межвидовой, так и внутривидовой конкуренции. На любом из субстратов лишайники, разрастаясь, ведут между собой борьбу за пространство и свет, которая сводится к механическому давлению друг на друга, нарастанию одного слоевища на другое, подрыву одного слоевища другим, воздействию химическими выделениями. Слоевища лишайников, поселившихся на поверхности какой-нибудь скалы, благодаря своему центробежному росту, должны в конце концов неизбежно встретиться. Довольно редко слоевища одного и того же вида при встрече сливаются без заметного ущерба друг для друга. Такие случаи можно наблюдать у накипных, реже у листоватых лишайников. Обычно встреча слоевищ одного и того же вида, не говоря уже о встрече слоевищ разных видов лишайников, приводит к заметной борьбе и даже к гибели одного из конкурентов. Причем в борьбе представителей одного и того же вида обычно побеждает более молодой, а в борьбе разных видов одерживает верх лишайник, растущий более быстро. Конкурентные отношения между видами приводят к сменам внутри лишайниковых синузий, что обеспечивает динамику лишайниковых группировок в растительном покрове фитоценозов.

По отношению к другим растениям лишайники являются слабоконкурентными организмами из-за своего медленного роста. При контакте с мохообразными и цветковыми растениями лишайники редко одерживают победу в борьбе за пространство, чаще бывает наоборот: в местах, ранее занятых лишайниками, особенно в молодых местообитаниях, постепенно поселяются высшие растения, со временем совершенно вытесняя лишайники. Правда, известны случаи, когда слоевища крупных листоватых лишайников, развившиеся на мхах, вызывали гибель этих растений. Но обычно при контакте с мхами лишайники редко вытесняют их, более известны факты гибели лишайников под мхами.

И все же, как показали недавно проведенные исследования, лишайники проявляют некоторые «защитные» реакции по отношению к быстрорастущим высшим растениям. Экспериментально было показано, что лишайниковые кислоты обладают свойством оказывать задерживающее действие на рост высших растений. Оказалось, что и в природных условиях лишайниковые кислоты, хотя и в небольших количествах, вымываются из слоевищ и затормаживают прорастание семян и развитие проростков как травянистых растений, так и древесных лесных пород. При этом у молодых проростков сильнее всего страдает корневая система. Под воздействием лишайниковых кислот кончики корней утолщаются и ослизняются, исчезают корневые волоски, задерживается развитие боковых корней. По-видимому, в лесных почвах с хорошо развитым лишайниковым покровом эти кислоты находятся в достаточной концентрации, чтобы тормозить развитие других растений.

Воздействие животных на лишайники может быть прямым и косвенным. С одной стороны, целый ряд беспозвоночных и позвоночных животных питаются лишайниками или продуктами их разрушения. Объедая слоевища, они повреждают их, содействуя их отмиранию и опаду, а затем принимают участие в процессе их разложения. Обламывая веточки слоевищ, животные способствуют также вегетативному размножению этих растений. Особенно большое значение это имеет в тундровой зоне, где многие эпигейные кустистые лишайники размножаются исключительно вегетативным путем — кусочками и обломками слоевища. Некоторые животные, например улитки, объедают у лишайников диски апотециев и тем самым способствуют рассеиванию их спор.

Животные и косвенно влияют на лишайники, выделяя экскременты, уплотняя почву, повреждая субстраты и т. д. Как известно, большинство лишайников могут существовать в таких условиях, где снабжение нитратами крайне скудно, так как многие из них способны фиксировать атмосферный азот или извлекать его из растворов, вымытых из субстратов дождевой водой. Но существует особая группа нитрофильных лишайников, тесно связанная с нитрогенными местообитаниями. Такие лишайники обычно поселяются на местах птичьих базаров, на скалах, покрытых экскрементами гнездящихся здесь птиц. Приспособление к нитрогенным местообитаниям связано прежде всего с физиологической адаптацией лишайников, их способностью, например, ассимилировать азот в виде аммония. В нитрогенных условиях слоевища накипных лишайников нередко сильно разрастаются и принимают форму маленьких кустиков.

Таким образом, как мы видим, лишайники отличаются удивительной устойчивостью к влиянию внешних факторов. Они способны расти в самых разнообразных условиях освещения и влажности, легко переносить длительные периоды без воды, резкие колебания температуры, воздействие как высокой, так и низкой температуры, большие дозы ультрафиолетовой и проникающей радиации. И только воздей-

ствие антропогенного фактора оказалось губительным для лишайников. Изменяя природные ландшафты, вырубая леса и возделывая землю под пашни, человек способствовал сильному обеднению лишайниковой растительности. Особенно губительным для многих лишайников оказалось загрязнение атмосферы, создание крупных индустриальных центров, воздух которых насыщен дымом, гарью и копотью.

ЛИШАЙНИКИ И ЗАГРЯЗНЕННОСТЬ ВОЗДУХА

Лишайники по-разному реагируют на загрязненность воздуха: некоторые из них не выносят даже малейшего загрязнения и погибают; другие, наоборот, живут только в городах и прочих населенных пунктах, хорошо приспособившись к соответствующим антропогенным условиям. Изучив это свойство лишайников, можно использовать их для общей оценки степени загрязненности окружающей среды, особенно атмосферного воздуха. На этой основе стало развиваться особое направление индикационной экологии — лихеноиндикация.

В самом деле, внимательный человек, гуляя в лесу, непременно заметит лишайники, растущие на стволах деревьев, — большие светло-серые пятна листоватых пармелий, мучнистые подпалины накипных лишайников, свисающие с веток редкие «бороды» уснеи, алектории и др. Все они здесь живые и нередко покрывают более половины поверхности ствола. Если пройти через какой-нибудь городской парк, то едва ли удастся обнаружить лишайники, разве только маленькие пятнышки хилых фрагментов слоевищ в трещинах коры.

Различия между лишайниковыми флорами естественных и культурных ландшафтов были замечены уже лихенологами прошлого столетия. Не имея тогда точных данных относительно экологических условий (климат, состав воздуха и пр.) городов, они могли только предполагать, что часть лишайников чувствительна к каким-то городским условиям, по всей вероятности, к составу воздуха. В дальнейшем было установлено, что различные виды лишайников действительно обладают разной чувствительностью. Одни растут только в естественных, не тронутых культурой ландшафтах, другие переносят умеренное влияние цивилизации, сохраняясь в небольших поселках, селах и пр., а третьи способны расти и в крупных городах, по крайней мере на их окраинах.

При изучении лишайников многих городов были обнаружены общие закономерности:

1. Чем больше индустриализирован город, чем сильнее загрязнен его воздух, тем меньше встречается в нем видов лишайников, тем меньшую площадь покрывают они на стволах деревьев и других субстратах и тем ниже их жизнеспособность.

2. При повышении степени загрязненности воздуха первыми исчезают кустистые лишайники, за ними—листоватые и последними — накипные.

Видовой состав лишайников в разных частях городов (в центре, в индустриальных районах, в парках, на окраинах) оказался настолько различным, что ученые стали в пределах городов выделять так называемые «зоны лишайников». Впервые они были выделены в Стокгольме, где стали различать лишайниковую «пустыню» (центр города с сильно загрязненным воздухом и фабричные районы) — здесь лишайники почти совсем отсутствуют; зону «соревнования» (части города со средней загрязненностью воздуха) — флора лишайников бедна, виды с пониженной жизнеспособностью; «нормальную» зону (периферийные районы города), где встречаются многие виды лишайников. Позднее такие зоны были установлены и в других городах. Было также обнаружено, что в некоторых из них площадь лишайниковой «пустыни» за последние десятилетия увеличилась. Например, в Мюнхене в 1901 г. она составляла 8 *км*², а в 1957 г. — уже 58 *км*².

Долгое время не могли объяснить, какие именно факторы приводят к обеднению и даже исчезновению флоры лишайников в городах. В течение последних десятилетий было показано, что из компонентов загрязненного воздуха на лишайники самое отрицательное влияние оказывает двуокись серы. Экспериментально установлено, что это вещество уже в концентрации 0,08 — 0,10 *мг* на 1 *м*³ воздуха начинает вредно действовать на многие лишайники: в хлоропластах водорослевых клеток появляются бурые пятна, начинается деградация хлорофилла, плодовые тела лишайников хиреют. Концентрация SO_2, равная 0,5 *мг/м*³, губительна для всех видов лишайников, произрастающих в естественных ландшафтах. Интересные данные были получены также методом пересадки некоторых лишайников из природных условий в городские, при этом у разных видов выявилась различная реакция на изменение условий: одни быстро вымирали, другие приспосабливались даже к отравленной среде.

Конечно, в городах на лишайники пагубно влияет не только двуокись серы, но и другие загрязнители — окислы азота, окись углерода, соединения фтора и др. Кроме того, в городах сильно изменены микроклиматические условия — здесь «суше», чем в естественных ландшафтах (примерно на 5%), теплее (в различных городах на 1—3 °С), меньше света

(в Манчестере, например, всего 1100 солнечных часов из возможных 4500). Лишайники предпочитают сырые местообитания, и эти условия, конечно, оказывают на них определенное влияние. И все же первый их «враг» в городах — загрязненный воздух. Теперь уже человек, который хотя бы немного знает лишайники (15—20 видов), прогуливаясь по городу, может сказать, например, что на этой аллее воздух сильно загрязнен, количество двуокиси серы в воздухе превышает 0,3 *мг/м*^{3} (лишайниковая «пустыня»), в этом парке воздух загрязнен умеренно, количество SO_2 колеблется между 0,05—0,2 *мг/м*^{3} (это можно установить по произрастанию на стволах некоторых выносливых по отношению к загрязнителям лишайников — ксантории, фисции, анаптихии, леканоры и др.), а на этом кладбище воздух довольно чистый — SO_2 менее 0,05 *мг/м*^{3} (на это указывают произрастающие на стволах виды естественной флоры — пармелии, алектории и др.).

РОЛЬ ЛИШАЙНИКОВ В ПРИРОДЕ

Лишайники чрезвычайно широко распространены на земном шаре, они встречаются почти во всех наземных и даже некоторых водных экосистемах. Особенно велика их роль в тундровых, лесотундровых и лесных биогеоценозах, где они составляют заметную часть растительного покрова.

Развиваясь на почве, стволах деревьев, валунах и скалах, лишайники образуют в биогеоценозах определенные растительные группировки — синузии, которые являются компонентами биогеоценозов и играют определенную роль в их жизни, динамике и круговороте веществ. Лишайниковые синузии в силу своеобразия лишайников как организмов (медленного роста, особого типа питания и обмена веществ, своеобразия продуктов метаболизма) обладают некоторой автономностью развития и рядом специфических черт. Так, их видовой состав беднее по сравнению с группировками цветковых растений; они относительно кратковременны вследствие тесной связи с субстратом, свойства которого с течением времени беспрерывно изменяются, и т. д.

И все же, несмотря на некоторую автономность развития, лишайниковые синузии находятся в определенных отношениях с другими компонентами биогеоценозов. Прежде всего следует отметить, что с лишайниками связана большая группа животных. В основном это беспозвоночные, но есть и крупные позвоночные животные, поедающие лишайники. В «лишайниковых зарослях» обитает огромное количество клещей, ногохвосток, сеноедов, гусениц, листоедов, тараканов, пауков, клопов, цикад, жужелиц и др. Всего было зарегистрировано около 300—400 видов беспозвоночных животных, жизнь которых так или иначе связана с лишайниками. Некоторые из них всего лишь пришельцы из других биотопов — верхних горизонтов почвы, подстилки, стволов и крон деревьев — и используют слоевища лишайников как временное убежище. Но целый ряд животных — клещи, ногохвостки, сеноеды, гусеницы низших бабочек и др.— связаны с лишайниками гораздо теснее. Они питаются слоевищами лишайников и продуктами их разрушения. В биогеоценозах лишайники вместе с некоторыми насекомыми и другими беспозвоночными животными, а также со своей микросредой образуют особые биогеосинузии. Занимая такие экологические ниши, как стволы деревьев, поверхность валунов и др., эти биогеосинузии усложняют структуру биогеоценозов, влияют на круговорот веществ в них, повышают эффективность использования солнечной радиации.

Используя энергию солнечных лучей, поглощая воду и минеральные соли для построения своего тела, лишайники образуют определенную фитомассу. В биогеоценозах разных типов биомасса лишайников различна. Нередко она невелика, но в некоторых биогеоценозах, особенно в тундровых и лесных, лишайники дают значительную биомассу. Так, например, было подсчитано, что общая биомасса лишайников в некоторых биогеоценозах горных тундр составляет 38,65 *ц/га*, а в долинных тундрах — 19,08 *ц/га*. В лесных биогеоценозах она несколько ниже, но в лишайниковом сосняке может достигать 20 *ц/га*, в сосняке брусничном — 5,6 *ц/га*, в некоторых биогеоценозах широколиственных лесов — 1,8—6 *ц/га*.

Наряду с накоплением фитомассы, в биогеоценозах идет и обратный процесс — отмирание лишайников. Вследствие старения и механического повреждения некоторые слоевища лишайников опадают на поверхность почвы. Скорость распада этих слоевищ достаточно высока, причем на первых стадиях большую роль в этом процессе играют беспозвоночные животные. В результате разложения различные вещества, заключенные в слоевищах лишайников, попадают в почву и способствуют накоплению ряда химических элементов в верхних ее слоях и образованию почвенного гумуса. Эти вещества оказывают также влияние на почвенную микрофлору и другие организмы биогеоценозов.

Одно время полагали, что специфические лишайниковые вещества нерастворимы в воде и поэтому в природных условиях их влияние на другие организмы биогеоценозов исключается. Однако исследования, проведенные в последние

годы, показали, что лишайниковые кислоты все же в какой-то степени растворяются в воде. Например, растворимость усниновой кислоты составляет в среднем 1 ± 0,5 *мг*%. Было показано, что усниновая кислота может вымываться из лишайников и, попадая в почву, влиять на развитие почвенной микрофлоры. Например, в почвах под лишайниками, содержащими усниновую кислоту, аммонифицирующих бактерий было обнаружено в 100 раз меньше, чем на соседних участках.

Лишайниковые кислоты оказывают также тормозящее действие на прорастание семян и развитие проростков травянистых и древесных растений.

Но, с другой стороны, возможно, что лишайникам в лесных биогеоценозах принадлежит и роль «защитников» деревьев. Это предположение имеет некоторые основания. Известны факты, показывающие, что дерево, покрытое лишайниками, менее подвержено разрушительной деятельности грибов, повреждающих древесину, чем дерево без лишайников. Изучение антибиотических свойств лишайниковых веществ показало, что ряд лишайниковых кислот (физодовая, усниновая, вульпиновая и др.) действительно подавляют рост грибов — разрушителей древесины.

Лишайники принимают участие и в химическом выветривании пород. Им нередко принадлежит роль пионеров растительности при заселении свежеобнаженных субстратов (каменистых поверхностей, щебнистого грунта, песчаных почв и т. д.) в горах, Арктике, Антарктике и других районах земного шара. Обычно первыми обнаженные субстраты заселяют бактерии, аэрофильные водоросли, актиномицеты и грибы, подготавливающие субстрат для расселения лишайников. Лишайники в молодых местообитаниях образуют инициальные стадии растительной жизни. Время заселения лишайниками того или иного субстрата бывает различным, оно колеблется в небольших пределах — от 5 до 20 (40) лет. Первыми поселенцами на свежеобнаженных субстратах могут быть различные формы лишайников: накипные, листоватые и кустистые. Причем зарастание субстратов происходит постепенно, в несколько сменяющих друг друга стадий. Эти смены лишайниковой растительности вызываются рядом причин: постепенным изменением физических и химических свойств субстрата в результате воздействия на него лишайниковых гиф, взаимоотношением между собой лишайниковых слоевищ, их отмиранием, изменениями условий среды и др.

Все стадии зарастания каменистых поверхностей горных пород можно проследить, например, на ледниковых моренах, постепенно обнажающихся в результате отступления ледника. На Полярном Урале первые слоевища лишайников появляются на моренах через 10 лет после отступления ледника. Среди пионеров, заселяющих обнаженные каменистые поверхности, имеются как накипные лишайники (Lecanora polytropa, Rhizocarpon tinei, R. concretum), так и листоватые (Umbilicaria cylindrica, U. proboscida и др.), которые образуют первые диффузные синузии. Некоторые из этих видов-пионеров (например, виды рода Rhizocarpon) имеют широкую экологическую амплитуду и присутствуют в лишайниковых синузиях дольше других. Но обычно на моренах, насчитывающих 50—70 лет, на каменистых поверхностях доминируют уже листоватые лишайники (Umbilicaria hyperborea, U. proboscidea и др.). На древних моренах обычна синузия с участием видов пармелий (например, синузия Parmelia centrifuga — Haematomma ventosum). На переходных участках древних морен в окружающей тундре можно видеть конечную стадию сукцессии — дегенерацию лишайникового покрова и появление высших растений. Но в некоторых случаях можно встретить резкую остановку в ходе сукцессий. Например, на древних моренах, насчитывающих 8000 лет, можно наблюдать одну из синузий накипных лишайников (Lecanora polytropa — Rhizocarpon concretum).

На тех же моренах можно проследить и зарастание мелкоземисто-щебнистых субстратов, которое также происходит в результате сукцессионных смен. Например, при формировании синузии Cetraria nivalis — Solorina crocea, развивающейся на хорошо освещенных мелкоземисто-щебнистых субстратах, определены три стадии постепенного зарастания субстрата, причем уже на второй стадии были обнаружены высшие растения и мхи. Формирование другой синузии (Stereocaulon alpinum — Cetraria cucullata), развивающейся в местах, где чередуются небольшие пятна мелкозема и щебенки, проходит через четыре стадии сукцессий. И только на последней стадии появляется ряд высших растений.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЛИШАЙНИКОВ

КЛАСС СУМЧАТЫЕ ЛИШАЙНИКИ (ASCOLICHENES)

Огромное большинство лишайников — почти все известные 20—26 тыс. видов — относятся к классу сумчатых. Их объединяет один общий признак — споры у них развиваются внутри сумок.

Сумчатые лишайники — филогенетически очень древняя группа, они произошли от довольно примитивных форм сапрофитных аскомицетных грибов. Часть аскомицетов в симбиозе с зелеными и сине-зелеными, реже с желто-зелеными и бурыми водорослями в процессе длительного эволюционного развития образовали многочисленные и чрезвычайно разнообразные слоевища листоватых, накипных и кустистых лишайников. Плодовые тела сумчатых лишайников — апотеции, перитеции и гастеротеции, с аскогимениальным и асколокулярным типом онтогенеза.

Сумчатые лишайники в зависимости от формы плодового тела делят на две основные большие группы (подклассы): пиренокарповые (Pyrenocarpeae) и гимнокарповые (Gymnocarpeae).

ПОДКЛАСС ПИРЕНОКАРПОВЫЕ ЛИШАЙНИКИ (PYRENOCARPEAE)

В этот подкласс объединяют лишайники с плодовыми телами в форме перитециев. Сюда входит около 70 родов, для которых характерен как аскогимениальный, так и асколокулярный тип онтогенеза. Слоевище у большинства пиренокарповых лишайников накипное, причем встречается большое количество эндолитных и эндофлеодных форм, со слоевищем целиком или частично погруженным в субстрат. Реже слоевище бывает листоватым или кустистым. Фикобионтами являются зеленые, желто-зеленые и даже бурые водоросли, но наиболее часто — нитчатые зеленые водоросли, особенно трентеполия.

Пиренокарповые лишайники широко распространены по всему земному шару, причем наибольшее их количество встречается в умеренных областях Голарктики, а также в тропиках и субтропиках. В умеренной зоне нашей планеты большинство этих лишайников обитает на камнях, скалах и почве, реже на древесном субстрате. В тропиках и субтропиках они обычно встречаются на коре деревьев, но среди них имеется немало представителей, развивающихся на толстых, кожистых листьях вечнозеленых тропических растений.

В подклассе только один порядок.

ПОРЯДОК ПИРЕНОКАРПОВЫЕ (PYRENOCARPALES)

Порядок объединяет 15 семейств, представители которых отличаются друг от друга целым рядом признаков: формой слоевища, характером фикобионта, расположением перитециев на слоевище (они погружены в темную ткань слоевища, называемую стромой, равномерно по одному или группами), типом онтогенеза плодовых тел, наличием или отсутствием в перитециях парафиз и парафизоидов. Споры у этих лишайников разнообразные: бесцветные или коричневые, эллипсоидные или несколько вытянутой формы, одноклеточные или с одной или многими поперечными перегородками,

иногда муральные. Сумки у большинства видов битуникатные, редко унитуникатные. Наиболее многочисленны и широко распространены семейства пиренулевые и верукариевые. Представители целого ряда других семейств (например, Trypetheliaceae) — редкие экзотические растения тропиков.

Семейство пиренулевые (Pyrenulaceae)

Эта группа насчитывает около 450 видов. Большинство из них обитает в тропических и субтропических странах, поселяясь обычно на коре деревьев. Это накипные лишайники, среди которых встречаются как эпифлеодные формы со слоевищем, произрастающим на поверхности коры дерева, так и эндофлеодные со слоевищем, развитым внутри коры дерева, в глубоких слоях перидермы. Слоевище у пиренулевых примитивного строения, нередко без дифференцированной структуры, лишенное корового слоя. Фикобионтом является трентеполия. Перитеции округлые или полушаровидные, реже слегка приплюснутые, погруженные в слоевище или поверхностные. Характерно развитие в перитециях простых или разветвленных, иногда сетчато-сросшихся парафиз. В верхней части перитеция, у устьица, развиваются также слабозаметные одноклеточные тоненькие перифизы. Сумки битуникатные, в них по 8 спор. Споры светлые или коричневые, дву- или многоклеточные, с линзовидными, ромбовидными или цилиндрическими просветами клеток.

В состав семейства входит 9 родов, виды которых отличаются друг от друга расположением перитециев на слоевище, формой парафиз, количеством клеток в спорах, формой их просветов и некоторыми другими признаками.

Род *пиренула* (Pyrenula) включает около 250 видов, имеющих коричневые двух- — шестиклеточные споры с линзовидными просветами клеток и простые неразветвленные свободные парафизы в перитециях. Из описанных видов 93% тропических. От тропической зоны по направлению к полюсам количество видов постепенно сокращается и уже в субтропиках произрастает лишь немного эндемичных для этих районов форм. В умеренных областях встречается всего несколько представителей этого рода, характеризующихся широким распространением, а также 3—4 эндемичных вида. В арктических и антарктических районах представители рода почти отсутствуют, лишь в Субантарктике был найден один вид. В умеренных районах Голарктики распространение этих лишайников связано главным образом с широколиственными лесами и лесным поясом гор, где они произрастают на гладкой коре буков, грабов и других широколиственных пород.

Характерный вид *пиренула блестящая* (Pyrenula nitida, рис. 314) имеет слоевище в виде тонких, гладких, слабо блестящих, желтовато-оливковых, оливково-коричневых или почти красновато-коричневых пятен на коре деревьев иногда оно бывает эндофлеодным и тогда незаметное. Перитеции в поперечнике имеют 0,6—1,0 *мм*. Вначале они целиком погружены в слоевище, только верхушка выдается наружу, позднее выступают до половины. Они шарообразные или слегка приплюснутые, с темноокрашенными стенками, в верхней части с маленьким устьицем, расположенным на дне небольшого углубления.

В Европе пиренула блестящая встречается на равнине и в горах, до верхней границы лесного пояса, была найдена также на Дальнем Востоке, в Китае, Северной Африке (Алжире), Северной и Центральной Америке, на Антильских островах и в Новой Зеландии.

Семейство верукариевые (Verrucariaceae)

Семейство включает более 560 видов. Они распространены главным образом в умеренных, арктических и высокогорных районах земного шара, лишь очень немногие встречаются в тропических странах. Огромное большинство из них — скальные, накипные, эндолитные и эпи-

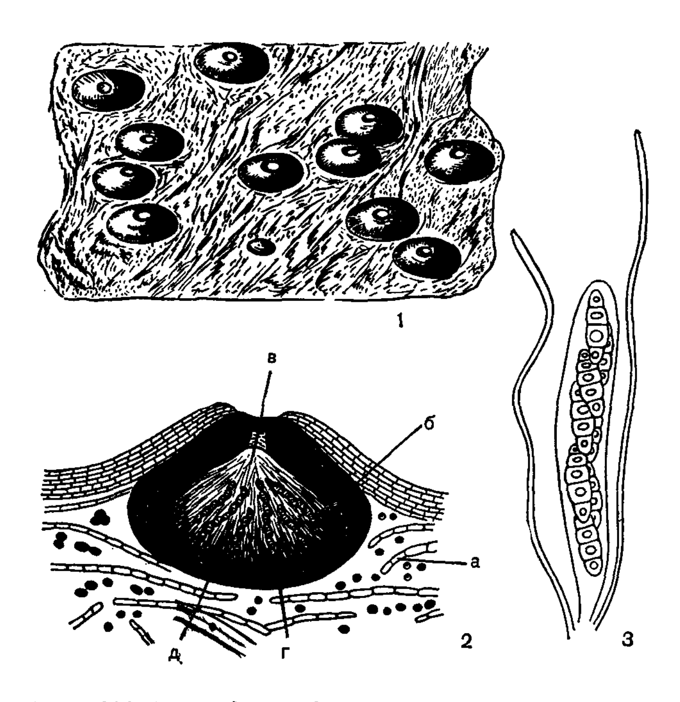


Рис. 314. Pyrenula nitida:

1 — общий вид слоевища с перитециями; *2* — поперечный разрез перитеция и слоевища (*а* — слоевище, *б* — стенки перитеция, *в* — устьице, *г* — сумки со спорами, *д* — парафизы); *3* — сумки со спорами и парафизы.

литные формы со слоевищем примитивного строения, иногда с хорошо дифференцированным коровым и водорослевым слоями. Фикобионтом верукариевых лишайников в большинстве случаев являются зеленые водоросли: коккоботрис, плеврококкус, псевдоплеврококкус, мирмеция и трохисция, а также редко встречающиеся в слоевище лишайников желто-зеленая водоросль гетерококкус (у двух видов) и бурая — петродерма (у одного вида). Погруженные или сидячие перитеции верукариевых имеют толстые стенки, образованные хорошо развитым эксципулом и нередко одетые снаружи черным покрывальцем. В перитециях парафизы и парафизоиды отсутствуют, но около устьиц всегда развиваются ясно различимые, простые или разветвленные перифизы. Сумки битуникатные, содержат от 1 до 8 спор. Споры бесцветные или коричневые, одноклеточные или двух- — многоклеточные, иногда муральные.

Род *верукария* (Verrucaria) — центральный род семейства, насчитывающий около 350 представителей. Это накипные, обычно эпилитные, реже эндолитные формы с хорошо развитым слоевищем в виде порошковатой, бугорчатой, сплошной или потрескавшейся корочки, часто с хорошо заметным подслоевищем. Споры одноклеточные, бесцветные, редко светло-коричневые. Наибольшее количество видов встречается в умеренных областях земного шара, особенно в горных районах. В Арктике и Антарктике можно насчитать всего около двух десятков видов. Из тропических районов известно только полдесятка эндемичных форм.

За небольшим исключением верукарии — скальные лишайники и особенно часто развиваются на известковых скалах и доломитах. Большинство из них ксерофиты, предпочитающие сухие и открытые местообитания, но не менее 50 видов растут на подводных скалах по берегам морей и озер. Некоторые из них часть времени ведут наземный образ жизни, а в остальное время обитают под водой. Так, они нередко поселяются на морских побережьях на скалах, которые затапливаются водой только во время прилива или лишь периодически орошаются брызгами волн. Почти всегда их можно найти также на камнях и валунах в прозрачных горных речках, которые летом в период таяния ледников представляют собой стремительно несущиеся потоки, а в остальное время высыхают. Всего несколько видов обитает на почве и древесном субстрате.

Типичный пример — *верукария скальная* (Verrucaria rupestris, рис. 315), развивающаяся на известняках, доломитах, иногда даже на цементе стен. Слоевище у нее эндолитное, заметное на поверхности субстрата в виде беловатых, сероватых или коричневых пятен. Перитеции наполовину погружены в субстрат и выдаются над поверхностью камня в виде бугорков диаметром 0,2—0,3 *мм*, с устьицем в небольшом углублении. Стенки перитеция образованы шаровидным эксципулом, в верхней части буро-черным, в нижней — бесцветным. Снаружи эксципул одет черным покрывальцем.

Встречается верукария скальная по всей Европе от арктических районов до гор Апеннинского и Пиренейского полуостровов и в европейской части СССР, а также в Северной Америке, Гренландии и Новой Зеландии.

Род *стауротеле* (Staurothele) насчитывает около 50 видов, которые отличаются от верукарий крупными муральными спорами и наличием в перитециях мелких палочковидных, овальных или шарообразных гимениальных водорослей. Споры выбрасываются из плодового тела вместе с прикрепляющимися к ним гимениальными водорослями. Все виды стауротеле скальные. На известковых породах их слоевища нередко бывают эндолитными и тогда обычно имеют очень примитивное строение: они образованы рыхлым переплетением сильно разветвленных гиф, под верхним слоем которых расположена зона водорослей, собранных в клубочки, а сердцевинные гифы довольно глубоко проникают в субстрат. На силикатных горных породах слоевища обычно развиваются на поверхности скал и имеют вид толстых, реже тонких, цельных, бородавчатых или ареолированных корочек, как правило, целиком состоящих из клеточной ткани (параплектенхимы), обычно в верхней части буроватой.

Виды рода распространены почти исключительно в северном полушарии, в основном в Средней Европе и Средиземноморской области, где много эндемиков. В южном полушарии (в тропической области Южной Америки) известно всего 2—3 вида. Некоторые представители из умеренных широт продвинулись в высокие широты Арктики, где известно 15 эндемичных видов.

Типичный пример — *стауротеле спрятанная* (Staurothele clopima, рис. 316), имеющая хорошо развитое слоевище в виде довольно толстой, бородавчатой или ареолированной сероватокоричневой или темно-коричневой корочки. В каждую бородавочку или ареолку слоевища погружен 1 перитеций диаметром 0,2—0,4 *мм*, выступающий своей верхушкой. Стенки перитеция образованы только шаровидным эксципулом, бесцветным или коричневым в верхней части около устьица.

Вид широко распространен в горах Голарктики, здесь его можно встретить в сухих открытых местообитаниях, а также на поверхности скал, часто омываемых водой, в местах временных водостоков, в углублениях, где скаплива-

ется вода. Растет на силикатных и известковых горных породах, иногда на песчаниках. Часто встречается в Европе от Шпицбергена и Скандинавии до Апеннинского полуострова, в западных районах европейской части СССР, известен также на Кавказе, в горах Средней Азии, Африки, Северной и Центральной Америки, Гренландии.

Семейство дерматокарповые (Dermatocarpaceae)

Эта группа включает более 120 видов. Слоевище у дерматокарповых в большинстве случаев чешуйчатое, прикрепляющееся к субстрату подслоевищем, ризоидами и ризоидальными тяжами, реже листоватое, в виде округлых плотных пластин, прикрепляющихся к скалам с помощью гомфа и ризин, достаточно высокоорганизованное, покрытое сверху, а иногда и снизу параплектенхимным коровым слоем, иногда целиком параплектенхимное. Фикобионт — зеленая водоросль плеврококкус. Перитеции у этих лишайников погруженные в слоевище, редко сидячие. Парафизы в перитециях отсутствуют, около устьица развиваются довольно длинные перифизы. Сумки битуникатные, содержат по 2—8 спор. Споры бесцветные или коричневые, одноклеточные или муральные, реже двух- — четырехклеточные. Бо́льшая часть чешуйчатых видов — обитатели почвы. Наиболее часто они встречаются в степных, полупустынных и пустынных районах земного шара, где играют значительную роль в растительном покрове. Вместе с другими лишайниками они образуют степные и пустынные напочвенные лишайниковые сообщества. Листоватые виды дерматокарповых — типичные скальные формы горных районов земного шара.

Род *дерматокарпон* (Dermatocarpon) объединяет формы, имеющие одноклеточные, эллипсоидные или почти округлые споры. Перитеции у них обычно целиком погруженные в слоевище, выступающие лишь своими верхушками; их стенки образованы только бесцветным или темно-коричневым эксципулом. Род насчитывает около 80 видов. Они распространены главным образом в Голарктике, в палеотропиках и неотропиках известно лишь 12—15 видов. Более 50 видов — чешуйчатые формы, развивающиеся на почве, реже на поверхности скал, остальные имеют слоевище в виде серых плотных кожистых пластин. Листоватые формы — типичные представители высокогорий, где их нередко можно встретить на вертикально поднимающихся и нависающих скалах. Среди них есть обитатели горных речек и озер, развивающиеся на подводных скалах и валунах, иногда они поселяются на скалах, лишь периодически затопляемых водой, или в местах водостоков.

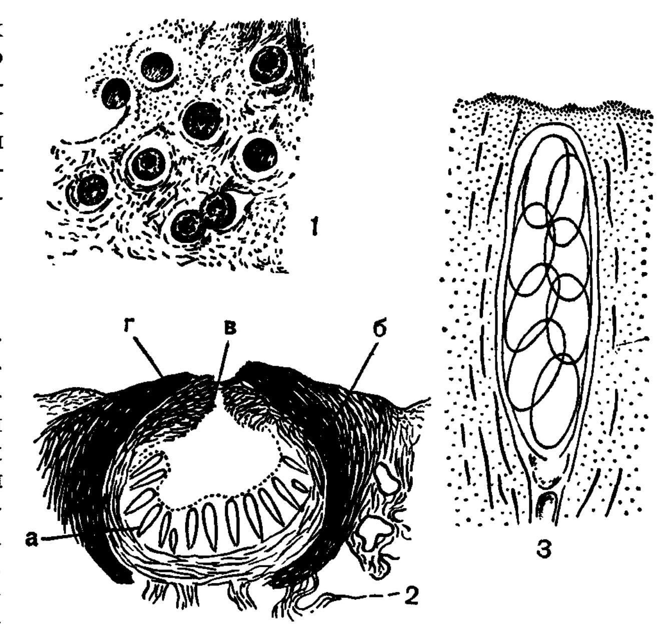


Рис. 315. Verrucaria rupestris:

1 — общий вид перитециев; *2* — поперечный разрез через перитеций (*а* — эксципул, *б* — покрывальце, *в* — устьице, *г* — перифизы); *3* — сумка со спорами.

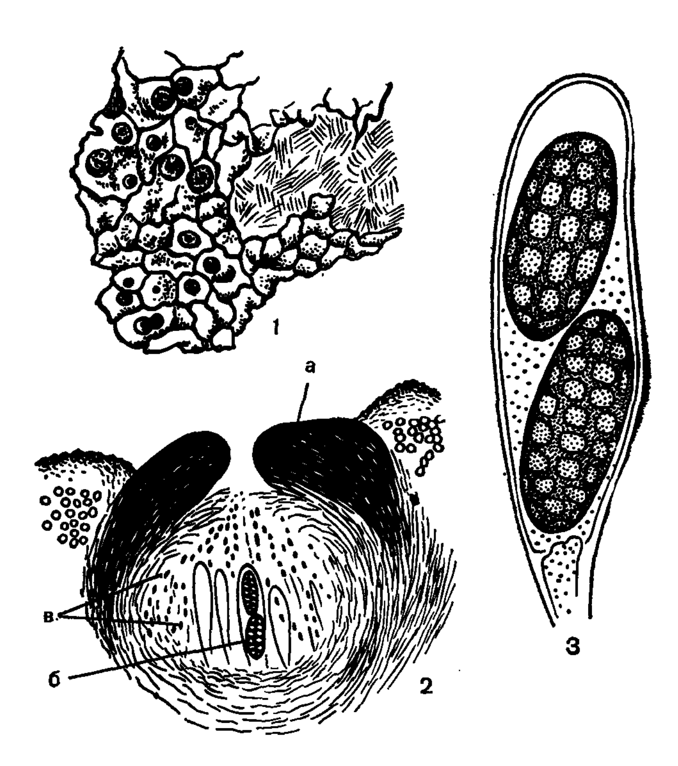


Рис. 316. Staurothele clopima:

1 — общий вид слоевища с перитециями; *2* — поперечный разрез через перитеций (*а* — эксципул, *б* — сумки, *в* — гимениальные водоросли); *3* — сумка со спорами.



Рис. 317. Слоевище лишайника Dermatocarpon miniatum.

Дерматокарпон печеночный (Dermatocarpon hepaticum) — характерный представитель рода. Его слоевище имеет вид небольших, диаметром до 2—7 *мм*, скученных или обособленно сидящих чешуек. Чешуйки округлые, иногда по краям лопастные, рыжевато- или буровато-коричневые, реже глинисто-желтоватые, прикрепляющиеся к почве с помощью черного подслоевища. Перитеции многочисленные, глубоко погруженные в слоевище, заметные на поверхности чешуек в виде черных точек. Стенки перитеция образованы светлым эксципулом, темноокрашенным лишь около устьица.

Дерматокарпон печеночный — типичный кальцефил, чаще всего встречающийся в горах, по склонам, где он обитает на карбонатной почве, иногда прямо на известняках и доломитах.

Широко распространен по всей Голарктике, хотя встречается довольно редко. Обнаружен в горных районах Европы и Азии, на Кавказе, в Северной Африке, Северной Америке, в Гренландии. В южном полушарии известен только в Новой Зеландии.

Дерматокарпон миниатум (Dermatocarpon miniatum, рис. 317) имеет листоватое слоевище, в виде округлых твердых, ломких, серых или коричнево-серых пластинок, достигающих в диаметре 5—10 *см*, прикрепляющихся к субстрату центральным гомфом. Снизу пластинки более светлые, розовато- или желтовато-коричневые, гладкие, иногда шероховатые от мелких бородавочек. Перитеции достигают в диаметре 0,15—0,2 *мм*, они целиком погружены в слоевище и заметны на его поверхности в виде черных точек. Стенки перитеция образованы бесцветным, иногда у устьица темноокрашенным эксципулом прозоплектенхимной структуры, состоящим из клеток с сильно утолщенными стенками.

Этот лишайник растет на вертикальных, обычно затененных склонах скал, во влажных местах. Встречается чаще всего в горах, но иногда и на равнинах на выходах горных пород, по всей Голарктике: в Европе, на Кавказе, в Азии (особенно в горах Средней Азии и Южной Сибири), в Северной Америке, в Гренландии, в Мексике, в Северной Африке.

Род *эндокарпон* (Endocarpon) отличается характерными многоклеточными муральными спорами, по 2—6 в сумке, и наличием в перитециях гимениальных водорослей. Перитеции у представителей рода целиком погружены в слоевище, со стенками, образованными лишь черным, коричневым, реже светлым эксципулом. Слоевище имеет вид мелких листочков или чешуек, иногда оно почти корковидное, прикрепляется к субстрату гифами подслоевища или ризоидами. Сверху и снизу слоевище покрыто параплектенхимным коровым слоем, иногда целиком состоит из параплектенхимной ткани.

Род насчитывает около 30 видов, рассеянных в различных областях земного шара, из них $^2/_3$ встречаются в Голарктике, преимущественно в Средиземноморье, остальные обитают в тропиках и субтропиках Южной Америки и Африки, а также в Австралии. Большинство эндокарпонов растет на почве в степных и полупустынных районах, на растительных остатках, на дерновинках мхов в расщелинах и на карнизах скал, реже они развиваются непосредственно на каменистом субстрате, немногие — на прибрежных, омываемых волнами скалах. Имеются виды, растущие на сильно засоленных почвах по берегам соленых озер.

Вместе с чешуйчатыми формами рода дерматокарпон и другими лишайниками эндокарпоны играют определенную роль в образовании напочвенных лишайниковых группировок в степных и полупустынных районах земного шара.

Примером может служить *эндокарпон мелкий* (Endocarpon pusillium), образующий слоевища в виде обособленно расположенных или собранных в дерновинки чешуек. Чешуйки достигают в диаметре 0,5—3,5 *мм*, они оливково-желтоватые или темно-коричневые, плоские, по краям зазубренные или лопастные. Перитеции диаметром 0,2—0,4 *мм* заметны на поверхности слоевища в виде черных точек или маленьких бугорков.

Растет эндокарпон мелкий на известковой, глинистой, реже песчаной почве, чаще всего в горах у основания скал и валунов, распрост-

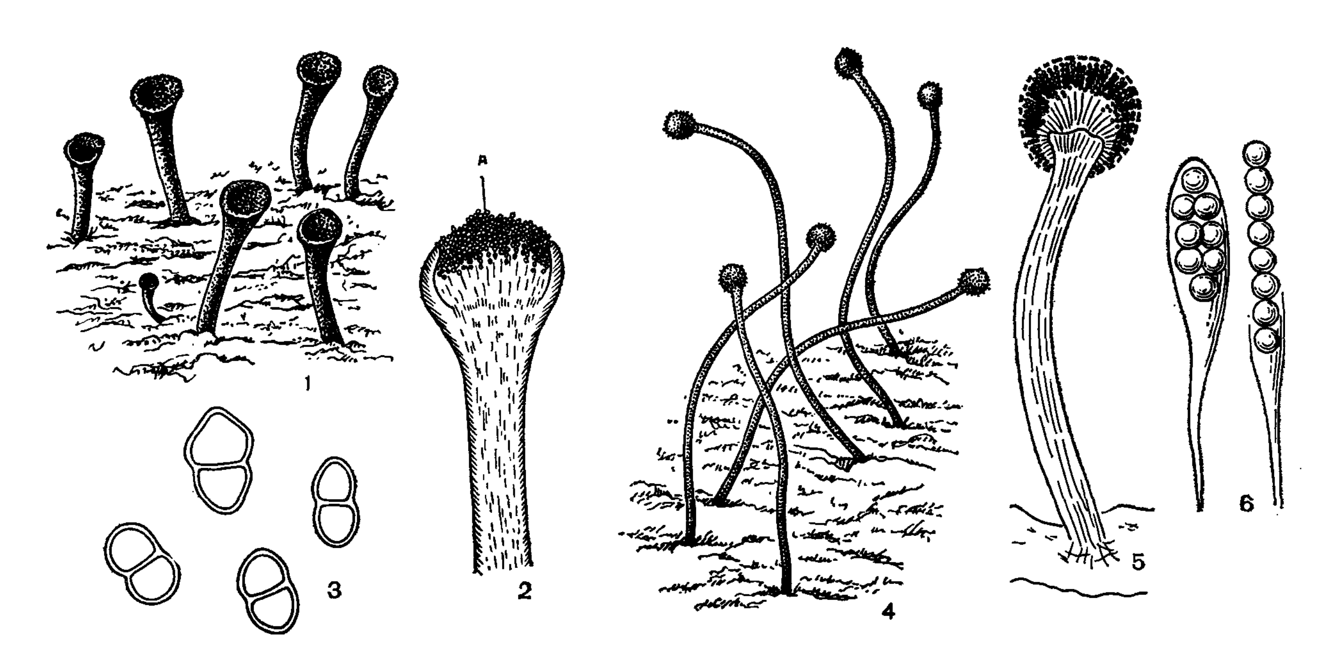


Рис. 318. Плодовые тела и споры калициевых лишайников:

1—3 — Calicium viride: 1 — общий вид плодовых тел и слоевища, 2 — продольный разрез через плодовое тело (а — мазедий), 3 — споры; 4—6 — Coniocybe furfuracea (4 — общий вид плодовых тел на слоевище, 5 — продольный разрез через плодовое тело, 6 — споры и сумки).

ранен в основном в Европе, Азии и Северной Америке.

ПОДКЛАСС ГИМНОКАРПОВЫЕ ЛИШАЙНИКИ (GYMNOCARPEAE)

Подкласс гимнокарповых лишайников включает не менее 250 родов накипных, листоватых и кустистых форм, чрезвычайно широко распространенных по всему земному шару. Эти лишайники имеют плодовые тела открытого типа — апотеции, реже гастеротеции. Онтогенез плодовых тел аскогимениального типа — в плодовых телах образуется гимениальный слой, состоящий из сумок со спорами и парафиз. Сумки у гимнокарповых лишайников унитуникатные, исключение составляет лишь порядок артониевых, у представителей которого наблюдается промежуточный тип онтогенеза, сочетающий в себе черты и асколокулярного и аскогимениального типа развития, а сумки битуникатные. Фикобионтами являются зеленые и сине-зеленые водоросли, из первых наиболее широко распространена требуксия, из вторых — носток.

По строению плодовых тел подкласс делят на 4 порядка.

ПОРЯДОК КАЛИЦИЕВЫЕ (CALICIALES)

Характерной особенностью калициевых лишайников является образование на поверхности диска апотециев мазедия — особой порошкообразной массы, состоящей из спор, рано освободившихся из сумок, и парафиз. В отличие от всех остальных лишайников, у которых споры с силой выбрасываются из сумок за пределы материнского плодового тела с помощью апикального аппарата или в результате изменения осмотического давления в сумках, у калициевых происходит пассивное освобождение спор из сумок путем распада их тонких и нежных оболочек. Освобожденные из сумок споры остаются некоторое время на поверхности апотеция склеенными вместе, а затем, после созревания, распадаются и образуют вместе с парафизами порошковатую массу, легко сдуваемую ветром. Благодаря этой особенности группу калициевых лишайников нередко называют также порошкоплодными. Фикобионт — зеленые водоросли хлорелла, стихококкус, трентеполия.

Эволюционное развитие в группе порошкоплодных лишайников было связано главным образом с возникновением ряда приспособлений для лучшего рассеивания спор ветром. У большинства калициевых апотеции возвышаются над слоевищем на длинных тонких ножках (рис. 318), напоминая темные маленькие гвоздики или булавочки, а у высокоорганизованных представителей этого порядка (семейство Sphaerophoraceae) они вообще образуются на вершине кустистых разветвленных

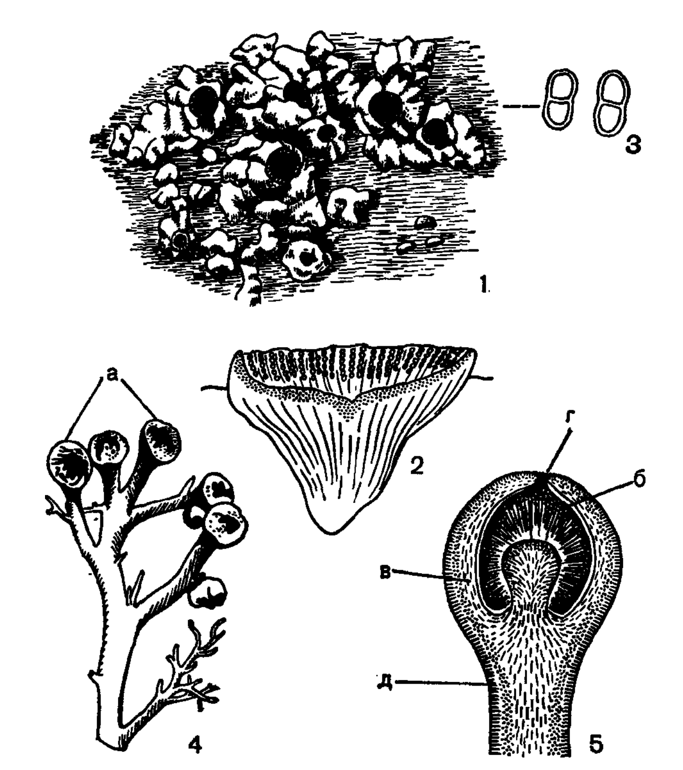


Рис. 319. Цифелевые и сферофоровые:

1—3 — Cyphelium tigillare: *1* — слоевище с апотециями, *2* — продольный разрез через апотеций, *3* — споры; *4—5* — Sphaerophorus globosus: *4* — отдельная веточка слоевища с плодовыми телами (*а*), *5* — продольный разрез через плодовое тело (*б* — мазедий, *в* — слоевищный эксципул, *г* — устьице, *д* — столбик).

подециев. Сидячие апотеции встречаются здесь редко. Форма апотециев у примитивных видов калициевых конусовидная или цилиндрическая с плоским диском (рис. 318, *1*), а у более высокоорганизованных представителей апотеции имеют вид шаровидных головок (рис. 318, *4*), что также способствует лучшему рассеиванию спор. Хорошо прослеживается также постепенное усложнение и в строении слоевища. У одних форм (семейство Caliciaceae) слоевище слаборазвитое, гипофлеодное или в виде зернистой корочки, без дифференцированной структуры; у других (семейство Cypheliaceae) появляются уже мелкочешуйчатые и листоватые слоевища (рис. 319, *1*); у наиболее высокоорганизованных представителей (семейство Sphaerophoraceae) слоевище имеет вид разветвленных кустиков (рис. 319, *4*).

Порядок калициевых считается древней группой, рано отделившейся от основной линии развития гимнокарповых лишайников, о чем свидетельствуют их примитивное строение, отсутствие в сумках специальных приспособлений для рассеивания спор, большое количество монотипных (содержащих всего один вид) родов и широкое географическое распространение. Они интересны также тем, что довольно часто встречаются формы, тесно связанные со свободноживущими грибами: на ранних стадиях развития в их слоевищах имеются водоросли, а на более поздних их нет. Предполагают, что наличие или отсутствие водорослей зависит от условий обитания лишайника. Эта особенность дала основание некоторым исследователям отнести калициевые лишайники к свободноживущим грибам.

Порядок калициевых насчитывает 17 родов и более 220 видов. Они широко распространены в северном и южном полушариях, преимущественно в умеренных, субтропических и тропических районах. Чаще всего они растут во влажных тенистых лиственных или хвойных лесах, поселяясь на обнаженных корнях у основания стволов, в трещинах коры дубов, буков, грабов, пихт и елей. Один из излюбленных субстратов — мертвая гниющая древесина. Имеются также виды, паразитирующие на других лишайниках и на грибах, чаще всего трутовых. Очень небольшое количество видов растет на каменистом субстрате. Кустистые формы — обитатели северных и горных тундр.

Семейство калициевые (Caliciaceae)

Эта группа включает виды, развивающиеся на гниющей древесине, коре деревьев и мхах, их слоевище имеет вид тонкой, зернистой или порошковатой, желтоватой, серовато-беловатой или зеленоватой корочки, иногда незаметное, целиком развивающееся внутри субстрата. Апотеции конусовидные или шаровидные, на длинных простых или разветвленных ножках, лишь у представителей рода *сфинктрина*, паразитирующих на слоевищах других лишайников и грибов, апотеции сидячие. Головки плодовых тел обычно покрыты беловатым, коричневатым, желтоватым или зеленоватым налетом. Сумки цилиндрические, содержат по 8 спор. Споры одноклеточные или двух- — восьмиклеточные, бесцветные или коричневые.

В составе семейства 6 родов, представители которых отличаются друг от друга строением плодовых тел, формой и окраской спор. Большинство из них широко распространены как в северном, так и в южном полушарии.

Род *стеноцибе* (Stenocybe) встречается лишь в Голарктике, монотипный род *пиргидиум* (Pyrgidium) — эндемик тропиков Северной Индии.

Род *калициум* (Calicium) включает наибольшее число видов — около 100. Для них характерны одноклеточные или двухклеточные, коричневые или темно-серые споры веретеновидной или яйцевидной формы. Плодоношения с конусовидными или линзовидными головками,

развивающимися на ножках высотой до 0,5—2 *мм*. Слоевище накипное, в виде тонкой порошковатой, зернистой или бугорчатой корочки, иногда гипофлеодное. Виды калициума встречаются в обоих полушариях, но многие из них ограничены тропическими и субтропическими районами. В Голарктике они распространены главным образом в лесной зоне и лесном поясе гор. В старых тенистых лесах их можно встретить на коре хвойных пород, дубов, грабов, на тоненьких веточках осины, ольхи, орешника, на гниющих пнях и стволах деревьев. Реже они растут на поверхности скал в тенистых влажных лесах.

Характерный представитель рода — *калициум зеленый* (Calicium viride, рис. 318, *1—3*). Слоевище этого лишайника представляет собой желтую или желто-зеленую зернисто-бородавчатую корочку. Плодовые тела имеют вид маленьких гвоздиков высотой до 2—3 *мм*. Головки конусовидной или линзовидной формы, достигающие в диаметре 0,5—0,8 *мм*, с выпуклым буро-черным диском, снизу коричневые. Высота ножек 2 *мм*, толщина — 0,2 *мм*, в верхней части они рыжевато-коричневые, внизу черные.

Калициум зеленый чаще всего развивается на коре старых хвойных пород, особенно елей, реже на деревьях лиственных пород. Встречается по всей Европе, на Кавказе, на Алтае, а также в Северной Америке, в умеренных областях Южной Америки и в Австралии.

Род *кониоцибе* (Coniocybe) объединяет виды с одноклеточными круглыми, реже овальными, бесцветными или желтоватыми спорами. Головки плодоношений шарообразные, окрашенные в бело-желтый или зеленовато-желтый, сероватый, рыжеватый, иногда красноватый цвет. Они развиваются на очень тонких изогнутых в разные стороны ножках, достигающих в длину 3—5 *мм*. Слоевище имеет вид однородной зернистой или порошковатой корочки, иногда незаметное.

Встречаются эти лишайники во влажных лесах на оголенных корнях, реже на стволах поваленных деревьев, особенно у их основания, в трещинах и щелях коры, в гнилых дуплах, нередко на гниющих мхах, растительных остатках, прямо на почве по тенистым склонам нависающих обрывов, в небольших пещерах. Род насчитывает 24 вида, распространенных в умеренных, тропических и субтропических областях обоих полушарий. В умеренных районах они обитают главным образом в лесной зоне и горных районах, и лишь один вид заходит далеко на север.

Типичный вид — *кониоцибе зернистый* (Coniocybe furfuracea, рис. 318, *4—6*). Его слоевище имеет вид серо- или зеленовато-желтой порошкообразной или крупнозернистой тонкой корочки. Головки плодоношений шарообразные, достигающие в диаметре 0,2—0,7 *мм*, густо покрытые сернисто- или зеленовато-желтым порошкообразным налетом. Головки сидят на длинной изогнутой коричневато-черной ножке длиной 1—5 *мм* и толщиной 0,1—0,2 *мм*. Этот лишайник можно встретить в тенистых и влажных местах, по лесистым склонам, под нависающими обрывами, в небольших пещерах. Он широко распространен по всей Европе, встречается в Азии, в Северной Америке, а также в крайних районах Арктики — на Чукотском полуострове, островах Шпицберген и в Гренландии.

Семейство цифелевые (Cypheliaceae)

Семейство насчитывает немногим более 60 видов, объединенных в 8 родов, 5 из которых монотипны. Все они обычно имеют хорошо развитое слоевище в виде струповидной или крупнобородавчатой корочки, по краям нередко с листовидными лопастями, иногда оно чешуйчатое или листовидное с восходящими лопастями. Плодовые тела сидячие или даже погруженные в слоевище. Диск апотециев окружен слоевищным краем, иногда двумя краями — собственным и слоевищным. Цифелевые лишайники обитают на гнилой древесине, коре деревьев, реже на каменистом субстрате.

Широко распространены лишь представители родов *цифелиум* (Cyphelium) и *псевдоколиум* (Pseudocolium), они встречаются в умеренных, тропических и субтропических районах северного и южного полушарий; четыре рода (Pyrgillus, Tylophoron, Schistophoron и Tylophorella) связаны исключительно с тропиками и субтропиками, остальные встречаются в Европе.

Род цифелиум насчитывает 35 видов, для которых характерны двухклеточные, редко одноклеточные коричневые споры. Плодовые тела погружены в слоевищные бородавочки, реже сидячие, вначале полукруглые или булавовидные, с точковидным закрытым диском, затем диск расширяется и становится плоским. Диск апотециев бывает черным, голым, но нередко покрыт желтоватым или желтовато-зеленым налетом. Слоевище беловатое, сероватое или яркое желто-зеленое до желтого, имеет вид порошковатой бородавчатой или бугорчаточешуйчатой корочки, часто с лопастными выростами по краям.

Большинство видов встречается в субтропических областях, особенно в субтропиках Австралии и Северной Америки, около 10 видов известны в умеренных областях Европы и Азии, главным образом в лесах Средней и Западной



Рис. 320. Sphaerophorus globosus: слоевище среди мхов и других растений.

Европы. Обычно эти лишайники развиваются на коре хвойных пород, реже на дубах, буках, липах и других лиственных породах. Часто их можно найти и на поверхности гниющей древесины, иногда на слоевищах накипных лишайников, изредка — на каменистых субстратах.

Широко распространен *цифелиум брусковый* (Cyphelium tigillare, рис. 319, *1—3*), растущий на коре хвойных пород и гниющей древесине. Обычно он хорошо бросается в глаза яркой, лимонно-желтой или зеленовато-желтой окраской слоевища, с которой резко контрастируют черные матовые диски апотециев. Апотеции диаметром 0,3—0,7 *мм* погружены в слоевище и лишь в старости несколько выступают над его поверхностью, они с двойным краем — тонким черным собственным и толстым зеленовато-желтым слоевищным.

Встречается этот лишайник в лесах и горных районах Европы, на Кавказе, в Сибири, на Алтае, в Саянах, Якутии, арктических районах Северной Америки.

Семейство сферофоровые (Sphaerophoraceae)

Эта группа объединяет виды с кустистым слоевищем, состоящим из сильно разветвленных прямостоячих или прижимающихся к субстрату подециев (рис. 320). Подеции округлые или местами сплюснутые, с высокодифференцированной структурой — ясно различимыми коровым слоем, водорослевой зоной и сердцевиной, лишь у тропических представителей этого семейства слоевище листоватое. Апотеции располагаются на концах булавовидно-вздутых веточек и глубоко в них погружены (рис. 319, *5*). Характерной особенностью плодовых тел этих лишайников является развитие в апотециях полукруглого столбика (колюмеллы). Споры одноклеточные, коричневые.

Сферофоровые, как и другие семейства калициевых, богаты монотипными родами (Calicidium, Pleurocybe, Thysanophoron, Acroscyphus), представители которых встречаются исключительно в субтропических и тропических районах южного полушария.

Род *сферофорус* (Sphaerophorus), насчитывающий 8 видов, широко распространен и встречается как в северном, так и в южном полушарии. Эти кустистые лишайники — типичные обитатели северных и горных тундр. Они образуют на почве или, реже, на скалах прямостоячие густые дернинки, высота которых иногда достигает 5—10 *см*. Веточки слоевища округлые или плоские, покрытые плотным, хрящевидным коровым слоем с хорошо развитой зоной водорослей, в центральной своей части заполненные сердцевиной. Плодоношения размещены на концах веточек, имеющих вид округлых головок. Сначала апотеции целиком покрыты слоевищем как покрывальцем, затем этот покров на вершине головок лопается, и тогда становится виден темноокрашенный более или менее округлый гимениальный слой. Сумки цилиндрические, содержат по 8 темных шарообразных или слегка овальных одноклеточных спор.

Наиболее широко известен *сферофорус круглый* (Sphaerophorus globosus, рис. 319, *4*, *5*), имеющий вид прямостоячих коричневых сильно разветвленных кустиков высотой 1—10 *см*. Веточки его слоевища очень блестящие, с беловатыми кончиками, ветвящиеся во все стороны. Плодоношения развиваются очень редко. Апотеции бывают конечными, диаметром до 1—3 *мм*.

Этот лишайник широко встречается в Арктике, в альпийском и субальпийском поясах гор, где растет на земле среди мхов, на каменистой почве, на мшистых скалах (рис. 320). Распространен на всем побережье Северного Ледовитого океана, на Камчатке, обитает также в горах Европы и Азии, в Северной Америке, Австралии, Новой Зеландии и на островах Антарктики.

ПОРЯДОК АРТОНИЕВЫЕ (ARTHONIALES)

У представителей этого порядка плодовые тела — гастеротеции и апотеции, имеющие вид округлых, удлиненных, звездчатых или неправильной формы плоских пятен, лишенных как слоевищного, так и собственного края. Это очень примитивный признак, тесно связывающий артониевые лишайники со свободноживущими грибами. В отличие от всех осталь-

ных лишайников у артониевых не образуется эксципул, и гимениальный слой возникает почти непосредственно на поверхности вегетативных гиф слоевища — на тоненьком слое слаборазвитого гипотеция. Сумки, как у некоторых представителей аскомицетных асколокулярных грибов, битуникатные и имеют очень толстую внешнюю оболочку — экзоаск. В гимениальном слое нет настоящих парафиз, вместо них развиваются сетчато-соединенные, несвободные на верхнем конце гифы, называемые парафизоидами, образующие рыхлую или густую сетчатую ткань.

Слоевища у артониевых очень разнообразные, как примитивные накипные с гомеомерной и гетеромерной структурой, так и высокоорганизованные кустистые с дифференцированной структурой, но все же преобладают слаборазвитые, примитивные, целиком развивающиеся внутри субстрата в виде простого переплетения гиф гриба с разбросанными между ними клетками водорослей. Фикобионтом являются одноклеточные или нитчатые зеленые водоросли, среди которых наиболее обычна трентеполия.

Большинство представителей этого порядка встречается в субтропических и тропических областях, а также в умеренной и теплоумеренной зонах земного шара. Излюбленный субстрат — кора дерева, реже их можно встретить на каменистых породах, на мхах и гниющей древесине.

Семейство артониевые (Arthoniaceae)

Семейство включает виды с накипным, слаборазвитым слоевищем, нередко целиком развивающимся внутри коры дерева, обычно гомеомерным, реже с едва намечающейся гетеромерной структурой. Апотеции или гастеротеции округлые, неправильные или звездчатые, коричневой, красноватой или черной окраски. Сумки булавовидные, толстостенные, с особенно толстой оболочкой в верхней части, образуют по 8 спор. Споры бесцветные, вытянутые, поперечно-многоклеточные, иногда муральные. Насчитывают около 650 видов, которые делят на 4 рода, отличающиеся формой спор, расположением сумок в гимениальном слое и некоторыми другими признаками.

Артониевые распространены главным образом в субтропических и тропических странах, а также в умеренной зоне земного шара.

Род *артония* (Arthonia)— центральный в семействе, он включает около 500 видов. У этих лишайников споры веретеновидные или вытянутые, поперечно-многоклеточные, а сумки расположены в гимениальном слое в виде отдельных небольших групп. Слоевища накипные,



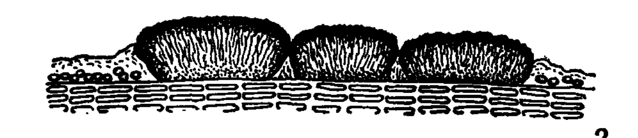
Рис. 321. Arthonia radiata: общий вид слоевищ и апотециев.

нередко гипофлеодные, слабозаметные или развивающиеся в виде расплывчатых беловатых, сероватых, желтоватых или оливково-черных пятен. Излюбленный субстрат артоний— гладкая кора лиственных пород. Особенно часто они встречаются на стволах и веточках тополей, ольхи, молодых дубков, лип, кленов, буков, ясеней, берез, реже на хвойных породах, но имеются виды, растущие и на твердых кремнистых горных породах, на известняках, а также на гниющей древесине и мхах. Наибольшее число видов — обитатели тропиков и субтропиков.

В умеренные районы земного шара продвинулись преимущественно те виды, которые растут на коре деревьев. Здесь они распространены в основном в широколиственных лесах.

Характерный представитель рода — *артония лучистая* (Arthonia radiata, рис. 321, 322). Слоевище этого лишайника в начале развития бывает целиком погружено в кору дерева, затем выступает на ее поверхность и тогда становится заметным в виде тонких беловатых, сероватых или зеленовато-коричневатых пятен, нередко окаймленных черной линией подслоевища. Плоские черные апотеции развиваются в большом количестве; они погружены в слоевище или слегка выступают, округлые, овальные, многоугольные или лучисто-звездчатые, шириной 0,5—1,5 *мм*. Этот лишайник нередко встречается на коре ольхи, рябины, ясеня, бука, граба, реже на хвойных породах.

Он широко распространен в лесах и горах Европы, на Кавказе, в Южной Сибири и на Дальнем Востоке, в Китае, в Северной Америке, Северной Африке, Австралии, Новой Зеландии.



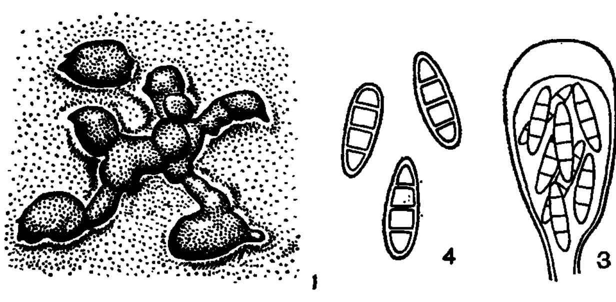


Рис. 322. Arthonia radiata:

1 — отдельный апотеций (сильно увеличено); *2* — поперечный разрез через группу апотециев; *3* — сумка со спорами; *4* — споры.

Семейство рочелловые (Roccellaceae)

Эта группа включает кустистые, реже накипные и листоватые формы, растущие в субтропических и тропических районах, главным образом на скалах морских побережий, реже на коре деревьев или других субстратах. Достаточно высокоорганизованное кустистое слоевище этих лишайников с округлыми, плоскими, иногда нитевидными веточками прикрепляется к субстрату маленькой базальной пластиночкой. Веточки покрыты хорошо развитым коровым слоем, водорослевый слой более или менее обособлен, внутри имеется рыхлая однородная сердцевина. У некоторых видов на слоевище развиваются сорали. Плодовые тела — округлые апотеции или вытянутые гастеротеции. Споры вытянутой формы, поперечно-многоклеточные, бесцветные. Семейство охватывает 10 родов, многие из которых монотипны. Родина рочелловых — Южная Америка. В субтропических и умеренных районах Чили и Южного Перу известно 6 эндемичных родов, здесь же отмечено и наибольшее разнообразие морфологических типов рочелловых. В северном полушарии встречаются представители только трех родов.

Особенности географического распространения, большое количество монотипных родов и своеобразие морфологического строения рочелловых говорят о древности их происхождения.

Род *рочелла* (Roccella) объединяет лишайники с прямостоячим слоевищем, образующим густые, сильно разветвленные лохматые кустики, плотно прикрепляющиеся к скалам маленькой пяточкой. Лопасти слоевища могут быть плоскими, лентовидными (рис. 323, *1*) или более или менее округлыми, иногда в форме пальцевидных выростов. Очень своеобразна окраска этих лишайников: обычно они беловато-серого или сизого, редко грязно-оливкового цвета и похожи по внешнему облику не на живые растения, а на причудливые известковые окаменелости. Развивающаяся иногда по краям лопастей густая кайма беловатых или грязно-белых соралей только усугубляет это впечатление. Округлые апотеции, образующиеся по краям лопастей, также обычно беловато-серой окраски благодаря густому беловатому налету. Своеобразен по своему строению и коровой слой: он образован рядами гиф, расположенных перпендикулярно к поверхности слоевища (рис. 323, *3*). Коровой слой такого строения носит название палисадного, он чрезвычайно редко встречается у лишайников. Род насчитывает 25 видов, из них 17 обитают в Южной Америке. Несмотря на приуроченность к морским побережьям, представители рода широко распространены по всему земному шару — они встречаются в Африке, Австралии, Европе, Азии, Северной Америке. В северном полушарии известно 8 видов. В Европе рочеллы распространены главным образом в Средиземноморье.

Характерный представитель рода — *рочелла фукоидная* (Roccella fucoides, рис. 323, *2*) — имеет вид прямостоячих светло-серых или сизых кустиков высотой 2—10 *см*. Веточки толщиной 1—3 *мм* в верхней части повторно дихотомически-ветвящиеся, с разбросанными выпуклыми белыми соралями. Апотеции диаметром 0,5—1 *мм*, округлые, без краев. Из некоторых видов рочелл со времен средневековья добывали ценные красители (орсей, красный индиго, лакмус, французский пурпур и др.), которые использовали для окраски шерсти, шкур и шелка.

Семейство опеграфовые (Opegraphaceae)

Семейство опеграфовых занимает промежуточное положение между порядком артониевых и порядком графидовых лишайников. Плодовые тела их — гастеротеции — вытянутой или овальной формы. В отличие от остальных лишайников порядка артониевых плодовые тела опеграфовых имеют край, образованный углисто-черным эксципулом.

В семействе один род *опеграфа* (Opegrapha), который объединяет накипные лишайники с чрезвычайно примитивно устроенным слоевищем. На поверхности коры деревьев или на скалах они имеют вид беловатых, сероватых или желтоватых пятен, реже гладкой зернистой или ареолированной корочки. Обычно слоевище не имеет дифференцированной структуры и состоит из разбросанных в беспорядке



Рис. 323. Рочелловые:
1 — Roccella fuciformis; *2* — Roccella fucoides; *3* — палисадный коровой слой, характерный для этих лишайников.

нитчатых водорослей из рода трентеполия, окруженных гифами микобионта. Гастеротеции на слоевище развиваются, как правило, в большом количестве; они овальные или широковеретеновидные, с узким или слегка расширенным диском, с заметным собственным краем, образованным углисто-черным замкнутым эксципулом. Сумки булавовидные или удлиненные, с тонкими стенками, в них образуется по 8 спор. Споры овальные или веретеновидные, поперечно-многоклеточные, бесцветные, в старости коричневые. Известно до 280 видов опеграф, растущих в различных климатических зонах, как в горных районах, так и на равнинах. Большое количество видов (45%) встречается в широколиственных лесах Голарктики. Обычно эти лишайники развиваются на коре деревьев, реже на скалах и еще реже на гнилой древесине.

Характерный представитель рода — *опеграфа тонкокрайная* (Opegrapha diaphora, рис. 324, 325, *1*) — имеет гипофлеодное слоевище, растущее на коре деревьев в виде гладкой или бугорчатой, тонкой, светло-серой или светло-коричневой корочки. Гастеротеции в изобилии разбросаны по всему слоевищу; они черные, матовые, овальные или удлиненные, длиной до 3 *мм*, шириной 0,2—0,3 *мм*. Диск у молодых гастеротециев узкий, щелевидный, у старых — расширенный в средней части, окруженный своеобразно загнутым краем.

Этот вид широко распространен по всей Европе, на востоке доходит до Урала и Западной Сибири, а также встречается в Северной Африке (Алжире), в Северной и Южной Америке.

ПОРЯДОК ГРАФИДОВЫЕ (GRAPHIDALES)

Гастеротеции графидовых лишайников имеют линейную форму и по виду напоминают черточки, простые или разветвленные линии. Плодущий диск гастеротециев узкий и углубленный, а край, который может быть собственным или слоевищным, сильно выступающий, возвышающийся над диском. Очень редко плодовые тела графидовых бывают в форме округлых апотециев, но диск этих апотециев все равно узкий и углубленный, окруженный сильно выступающим краем. Тип развития плодовых тел аскогимениальный. Сумки унитуникатные, в верхней части с сильно утолщенной стенкой. В сумках образуется от 1 до 8 бесцветных или коричневых поперечно-многоклеточных или муральных спор, имеющих линзовидные просветы клеток. Слоевища графидовых лишайников накипные, примитивные, прикрепляющиеся к субстрату сердцевинными гифами; они или совсем лишены корового слоя, или, реже, покрыты слаборазвитой корой. Фикобионтом их является чаще всего нитчатая зеленая водоросль трентеполия.

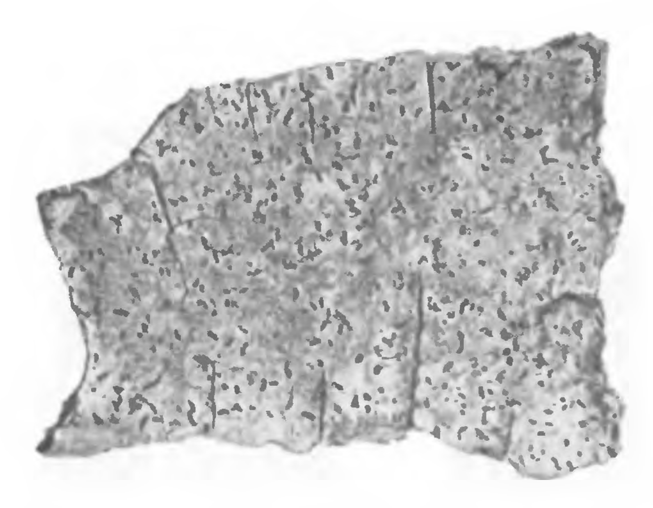


Рис. 324. Opegrapha diaphora: общий вид слоевища и гастеротециев.

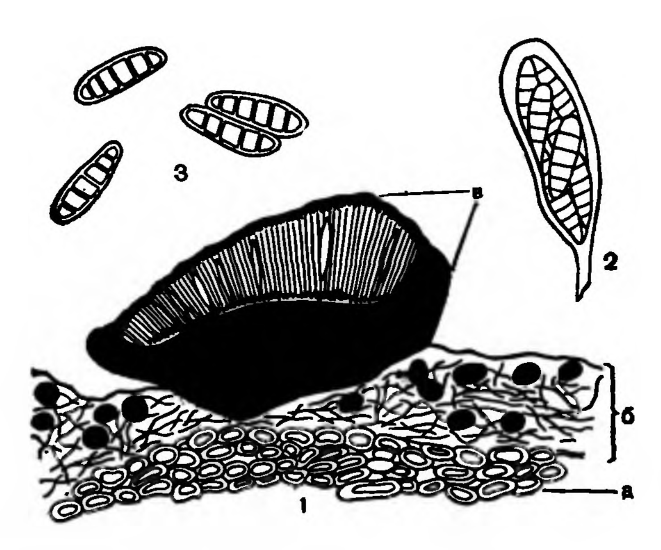


Рис. 325. Opegrapha diaphora:

1 — поперечный разрез через слоевище и гастеротеций (а — клетки коры дерева, б — слоевище, в — гастеротеций); 2 — сумка со спорами; 3 — споры.

Графидовые распространены преимущественно в тропических и субтропических странах. Они развиваются на коре деревьев, иногда на камнях, почве и листьях вечнозеленых растений. В умеренных областях встречаются лишь немногие виды. Порядок содержит одно семейство.

Семейство графидовые (Graphidaceae)

Это семейство насчитывает около 1000 видов. Распространение и богатство форм этих лишайников в тропиках дают основание думать, что это семейство тропического происхождения. Предполагают также, что графидовые — очень древние представители растительного мира; об этом свидетельствуют ископаемые находки этих лишайников в слоях мезозойской эры. По-видимому, они были широко распространены на земном шаре еще до оформления существующих ныне континентов и климатов. Все графидовые имеют накипные слоевища или в виде тонких корочек, или целиком погруженные в кору дерева. Хорошо различимыми их делают лишь плодовые тела, причудливо разрисовывающие гладкую кору дерева.

В состав семейства входит ряд родов, представители которых отличаются друг от друга окраской и формой спор, количеством перегородок в них, толщиной и формой эксципула, расположением на слоевище апотециев и другими признаками.

Род *графис* (Graphis) — один из центральных; он насчитывает 300 видов, для которых характерны бесцветные вытянутые двух- или многоклеточные споры с линзовидными или округлыми просветами клеток. Гастеротеции у этих лишайников сильно удлиненные, простые или разветвленные, иногда образующие звездчатые группы или распределяющиеся на слоевище правильными параллельными рядами. Их диск, как правило, щелевидный, окаймленный толстым выступающим гладким или бороздчатым краем. Почти все виды этого рода встречаются в тропических и субтропических странах, в умеренные области заходит всего несколько видов. В Советском Союзе известны 5 видов, 3 из которых встречаются только в лесах Приморского края.

Наиболее широко распространен в умеренных районах земного шара *графис написанный* (Graphis scripta, рис. 326, *1*) — обычнейший лишайник горных и равнинных широколиственных лесов. На коре деревьев его слоевища имеют вид гладких беловато-серых или желтовато-сизых пятен, иногда слаборазличимых. Гастеротеции развиваются в большом количестве. Длинные и узкие (длиной до 3 *мм* и шириной 0,1—0,4 *мм*), простые, прямые, дуговидно-изогнутые, иногда волнистые и трехвильчато-разветвленные, они напоминают нанесенные на кору дерева сложные письмена, чем и объясняется название этого лишайника. Диск гастеротециев, имеющий вид щели или желобка, окаймлен нависающим над ним высоким краем, образованным темно-коричневым эксципулом. Сумки широкобулавовидные, содержат по 8 спор.

Этот лишайник предпочитает поселяться на гладкой коре лиственных деревьев, но иногда встречается и на хвойных породах, особенно на пихтах.

Он широко распространен в тропиках и субтропиках, в умеренных широтах северного и южного полушарий, в Голарктике, доходя до северной границы широколиственных лесов.

ПОРЯДОК КРУГЛОПЛОДНЫЕ (CYCLOCARPALES)

Круглоплодные лишайники образуют очень большой порядок, в состав которого входит 30 семейств. Их объединяет один общий признак: плодовые тела этих лишайников — округлые апотеции, диск которых, как правило, окружен хорошо развитым собственным или слоевищным краем. К этой группе принадлежит огромное большинство хорошо заметных кустистых, листоватых и накипных лишайников, широко распространенных по всему земному шару. Их слоевища могут быть гомеомерными и гетеромерными, но у большинства видов они хорошо развитые, с ясно дифференцированной анатомической структурой. Фикобионтами круглоплодных бывают как сине-зеленые, так и зеленые водоросли, но наиболее широко распространена одноклеточная зеленая водоросль требуксия.

Для плодовых тел характерен аскогимениальный тип онтогенеза, в гимениальном слое развиваются настоящие парафизы, и только у некоторых представителей — сетчато-сросшиеся парафизоиды. Сумки унитуникатные, тонкослойные, в них образуется от 1 до 8 и более, иногда до 200 спор. Споры различного строения, одноклеточные и многоклеточные, бесцветные и коричневые.

При разграничении семейств принимают во внимание такие признаки, как строение апотециев, спор, характер фикобионта, анатомическое и морфологическое строение слоевища и др.

Семейство коллемовые (Collemataceae)

Эта группа объединяет слизистые лишайники с гомеомерным строением слоевища, их фикобионт — нитчатая сине-зеленая водоросль носток. Листоватые или кустистые, реже накипные слоевища коллемовых в сухом состоянии имеют вид темных, черных, оливково-зеленых, темно-коричневых или голубовато-серых ломких корочек, пленок или пластинок, но во влажном состоянии они сильно набухают, ослизняются и значительно увеличиваются в размерах. В слоевищах большинства этих лишайников нельзя обнаружить никакой дифференцированной структуры; они образованы простым переплетением гиф микобионта и нитей водорослей, заключенных в большом количестве слизи, продуцируемой водорослями и грибом (рис. 297, *2*), и только у некоторых на верхней и нижней поверхностях слоевища образуется крупноклеточный параплектенхимный коровой слой (рис. 297, *3*) или все слоевище состоит из параплектенхимной ткани. Апотеции чаще всего леканорового, реже биаторового или лецидеевого типа. В сумках образуется по 4—8 спор, которые могут быть одноклеточными, поперечно-многоклеточными и муральными. Соредии никогда не образуются, но довольно часто развиваются изидии, которые могут быть бородавчатыми, зернистыми, чешуйчатыми и цилиндрически-коралловидными.

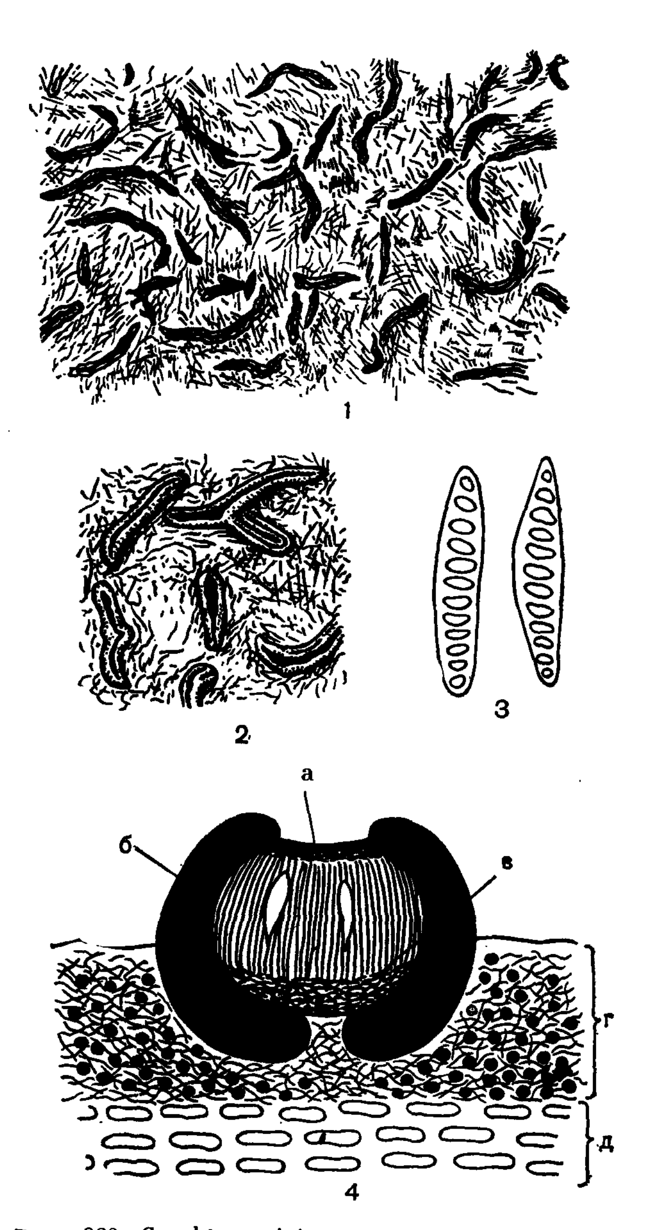


Рис. 326. Graphis scripta:

1 — общий вид слоевища и плодовых тел — гастеротециев; *2* — гастеротеции в увеличенном виде; *3* — споры; *4* — поперечный срез через слоевище и гастеротеций (*а* — гимениальный слой, *б* — эксципул, *в* — гипотеций, *г* — слоевище, *д* — клетки коры дерева).

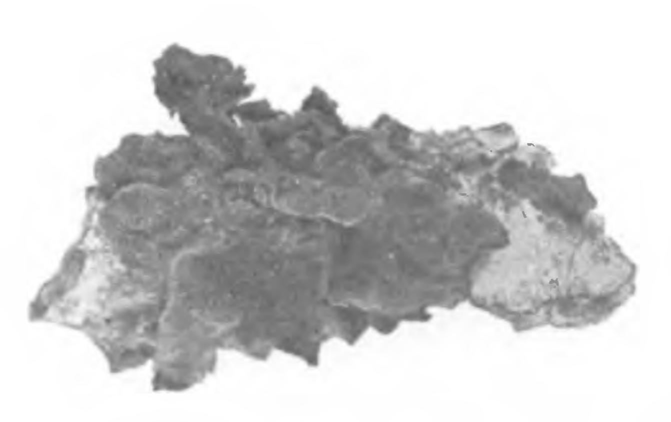


Рис. 327. Collema flaccidum: общий вид слоевища.

Коллемовые встречаются на скалах, поросших мхами, на поверхности известковых скал, на коре деревьев, на дернинках мхов, иногда на карбонатной почве. Они широко распространены по всему земному шару, но наиболее богато представлены в тропической и субтропической областях.

В состав семейства входит 7 родов, из которых наиболее богаты видами и широко распространены два.

Род *коллема* (Collema) включает главным образом листоватые, очень редко накипные формы чрезвычайно простого гомеомерного строения (рис. 297, *2*). Слоевища у них темноокрашенные, оливково-черные, зеленовато-коричневые или грязно-зеленые, в форме крупных, диаметром до 10 *см*, розеток с широкими листоватыми или узкими, многократно рассеченными курчавыми лопастями. Слоевища прикрепляются к субстрату гифами нижней поверхности, реже ризоидами или ризинами. Иногда лопасти бывают прямостоячими, приподнимающимися и даже округло-коралловидными, и тогда слоевище имеет вид маленьких, оливково-черных или черных дернинок. Нередко вся поверхность слоевища покрыта крупнозернистыми черными изидиями или пузыревидными вздутиями. Апотеции леканорового типа, с хорошо развитым слоевищным краем, как правило, окрашенные в красноватый, красновато-коричневый или рыжеватый цвет и хорошо заметные на слоевище. Споры развиваются по 8, редко по 4 в сумке, они бесцветные, двухклеточные, поперечно-многоклеточные или муральные.

Род насчитывает около 80 видов, поселяющихся во влажных и сырых местообитаниях, на поросших мхами скалах и основаниях старых деревьев, иногда на глинистых почвах, в местах с нарушенным травяным покровом. Некоторые виды предпочитают хорошо освещенные сухие места, развиваются на поверхности известковых скал и на карбонатной почве, некоторые являются типичными представителями напочвенных лишайников степей и полупустынь.

Коллемы широко распространены по всему земному шару, они неизвестны лишь в субантарктических и антарктических районах и очень слабо представлены в Новой Зеландии. Особенно богаты видами тропические и субтропические районы, а в Голарктике — район Средиземноморья и приокеанические районы Европы и Северной Америки.

Примером может служить *коллема вялая* (Collema flaccidum, рис. 327). Слоевище этого лишайника крупнолистоватое, оно образует темно-зеленоватые или зеленовато-коричневые розетки, достигающие в диаметре 6 *см* и прикрепляющиеся к субстрату толстыми короткими ризинами. Верхняя поверхность слоевища неровная, складчато-волнистая, покрытая пузыревидными вздутиями и черноватыми изидиями. Апотеции диаметром 0,5—1,5 *мм* развиваются довольно редко, с красновато-коричневым плоским диском, окруженным тонким зазубренным краем. Этот вид обитает на влажных скалах в тенистых местах и на стволах деревьев лиственных пород, как на равнинах, так и в горах, поднимаясь до высокогорного пояса.

Встречается в Арктике, по всей Европе, на Кавказе, в Азии, на Филиппинских островах, в Северной Африке, Северной Америке, Австралии и Новой Зеландии.

Род *лептогиум* (Leptogium) объединяет лишайники, у которых на поверхности гомеомерного слоевища развивается крупноклеточный коровой слой, состоящий из одного или нескольких рядов клеток (рис. 297, *3*). Иногда слоевище целиком образовано крупноклеточной параплектенхимной тканью. Слоевища темно-зеленые, оливково-коричневые или свинцово-серые, преимущественно листоватые, образующие крупные разрезаннолопастные розетки, мелколистоватые подушки и дернинки из маленьких чешуек или бородавочек, реже имеют вид маленьких кустиков, состоящих из мелких цилиндрических или плоских веточек. Апотеции леканорового типа, красно-коричневые, бурые или рыжие, сначала погруженные, позднее сидячие на слоевище. Споры у лептогиумов бесцветные, поперечно-многоклеточные до муральных.

Род насчитывает около 100 видов, широко распространенных по всему земному шару, особенно в тропических и субтропических странах. В умеренных областях наибольшее видовое разнообразие наблюдается в приатлантических районах Европы. Обычно эти лишайники поселяются во влажных местооби-

таниях, на поросших мхами скалах, между дернинками мхов на карнизах и в щелях скал, на почве, богатой карбонатами, коре деревьев.

Один из обычных видов — *лептогиум* (Leptogium saturninum, табл. 47, *6*). Слоевище у этого лишайника крупнолистоватое, свинцово-серое или зеленовато-черное, верхняя поверхность более темная, по краям голая, в центральной части густо покрытая зернистыми изидиями, нижняя поверхность светлая, с короткими беловатыми ризоидами, образующими густой пушистый войлок. Апотеции довольно редкие, достигающие в диаметре 0,5—2 *мм*, с красновато-коричневым диском, окруженным тонким собственным и толстым слоевищным краями. Они рассеяны по всей верхней поверхности слоевища.

Споры эллипсоидные, сначала с тремя-четырьмя поперечными перегородками, в зрелости муральные.

Этот лишайник поселяется главным образом в горах при основании стволов деревьев на коре лиственных и хвойных пород, на поросших мхами скалах.

Встречается в Арктике, по всей Европе, на Кавказе, Урале, в Западной и Восточной Сибири, на Алтае, в Саянах, на Дальнем Востоке и Камчатке, в Монголии, Китае и Индии, а также в Северной Америке, Гренландии и Новой Зеландии.

Семейство пельтигеровые (Peltigeraceae)

Семейство объединяет крупнолистоватые лишайники, главным образом напочвенные, реже развивающиеся на коре деревьев или поверхности скал. Их слоевища образуют крупные, выемчато-лопастные розетки или отдельные поднимающиеся среди мхов листовидные пластинки, в некоторых случаях редуцированные до небольших чешуек. Верхняя поверхность слоевища гладкая или войлочная, нижняя обычно пушисто-войлочная, нередко с разветвленной сетью жилок и хорошо заметными пучками ризоидальных тяжей или ризин. Слоевище гетеромерное, с ясно дифференцированной анатомической структурой, с верхней, а иногда и с нижней крупноклеточной корой. Фикобионтом могут быть одноклеточные зеленые и нитчатые сине-зеленые водоросли. Апотеции развиваются на концах лопастей с верхней и нижней стороны слоевища или бывают погруженными в небольшие ямчатые углубления в центральной части слоевища. Характерно, что в начале своего развития апотеции обычно покрыты тоненьким покрывальцем, образованным коровым слоем слоевища, позднее покрывальце растрескивается и обнажает коричневый диск. Споры бесцветные или светло-коричневые, эллипсоидные или игловидные, с одной или несколькими поперечными перегородками, образуются по 2—8 или помногу в сумке.

Род *пельтигера* (Peltigera) объединяет лишайники, отличающиеся развитием апотециев на концах лопастей с верхней стороны слоевища. Они часто встречаются под кронами деревьев во влажных тенистых, а также в светлых хвойных лесах и на открытых, хорошо освещенных пространствах. Слоевища у них обычно крупные, достигающие в диаметре 20—30 *см*, они рассечены на широкие, часто извилистые по краям лопасти, а иногда состоят из отдельных вытянутых пластинок шириной 3—5 *см*, выступающих из мхов или травяного покрова своей верхней частью. У некоторых видов слоевища совсем небольшие, в виде листочков диаметром 1—2 *см*, редко до 5 *см*. Верхняя поверхность слоевища сероватая, серовато-коричневая или серовато-зеленая, при увлажнении иногда ярко-зеленая, гладкая, блестящая или матовая. Нижняя поверхность, как правило, хорошо отличается от верхней: она буроватого или черного цвета, по краям светлая, беловато-розовая, иногда целиком светлая, войлочная, с сетью разветвленных выпуклых жилок, иногда сливающихся в центральной части слоевища, и густым войлоком перепутанных толстых ризоидальных тяжей. Коровой слой на нижней поверхности слоевища не развивается, и на поперечных разрезах можно различить только три анатомических слоя: крупноклеточный верхний коровой слой, образованный бесцветными клетками, далее хорошо развитый слой водорослей и основную толщу слоевища, занятую хорошо развитой сердцевиной, образованной слабо разветвленными вытянутыми бесцветными гифами, в нижней части слоевища нередко пигментированными. Обычно эти пигментированные гифы выстилают нижнюю поверхность слоевища, образуют жилки и пучки ризоидальных тяжей.

Фикобионтом у большинства пельтигер является нитчатая сине-зеленая водоросль носток, нити которой в слоевищах лишайника распадаются на отдельные клетки. Однако у некоторых видов фикобионтом бывает одноклеточная зеленая водоросль коккомикса, в таких случаях на поверхности слоевища развиваются еще особые образования — ц е ф а л о д и и, имеющие вид маленьких бугорков, пластиночек или чешуек, внутри которых живут колонии сине-зеленой водоросли носток (табл. 42,*3*; рис. 328). Роль цефалодиев в жизни лишайников долгое время была неясной, их считали болезненными наростами на слоевищах. Однако позднее было замечено, что сине-зеленые водоросли, живущие в цефалодиях, фиксируют атмосферный азот, и лишь совсем недавно с помощью

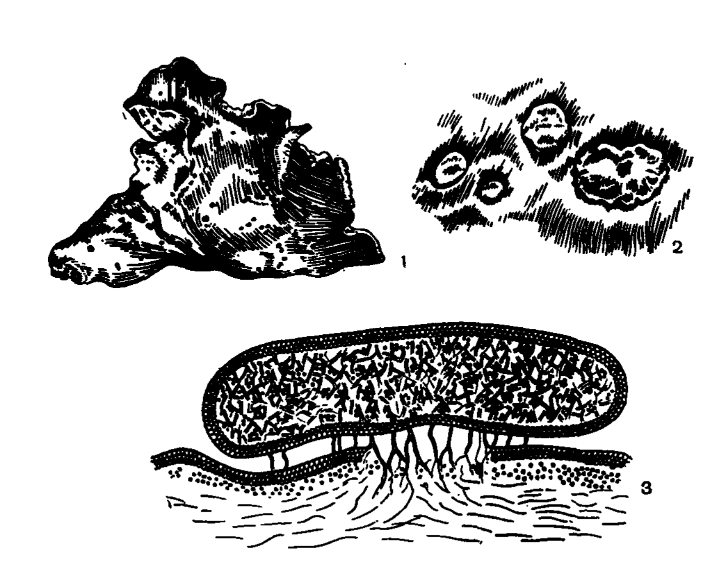


Рис. 328. Peltigera aphthosa:

1 — лопасть слоевища с рассеянными на ней цефалодиями; *2* — цефалодии в увеличенном виде; *3* — поперечный разрез через цефалодий.

меченых атомов азота было экспериментально доказано, что азот, фиксируемый в цефалодиях, затем в основном поглощается гифами гриба. На основании этих исследований был сделан вывод, что в данном случае мы имеем пример симбиоза лишайникового гриба сразу с двумя водорослями — зеленой, развивающейся в самом слоевище, и сине-зеленой, живущей в цефалодиях.

Род пельтигера насчитывает 70 видов, широко распространенных по всему земному шару, некоторые из них обитают почти повсеместно, наибольшее число встречается в тропических и субтропических районах главным образом южного полушария.

Один из распространенных видов — *пельтигера пупырчатая* (Peltigera aphthosa, табл. 42, *3*; рис. 328) — имеет слоевища в виде крупных широколопастных пластинок с приподнимающимися и выступающими из мхов краями. Верхняя поверхность слоевища зеленовато-серая, при увлажнении ярко-зеленая, усеянная цефалодиями в виде округлых, по краям часто рассеченных бугорков. Нижняя поверхность губчато-волокнистая, без жилок или с неясными жилками, по периферии беловато-розовая, в центральной части серовато-бурая до черно-бурой, с многочисленными спутанными черными ризоидальными тяжами. Апотеции довольно редкие, расположенные на концах вытянутых лопастей, плоские или свернутые в желобок, их диаметр достигает 3—12 *мм*.

Этот лишайник встречается в Европе, на Кавказе, в Азии, Северной Америке, Гренландии, чаще всего в хвойных лесах на почве среди мхов, на гниющих пнях, в нижней части стволов и на скалах поверх мхов.

У *пельтигеры собачьей* (Peltigera canina, табл. 49, *3*) слоевища имеют вид крупных пластинок, рассеченных на широкие, извилистые по краям лопасти. Верхняя поверхность слоевища серая или коричневато-серая, матовая, тонковойлочная, нижняя — розовато-белая, к центру более темная, с густой сетью сильно выдающихся светлых жилок и с длинными, до 1 *см*, светлыми или слегка буроватыми ризоидальными тяжами. Апотеции на концах зауженных лопастей овальные, красновато-коричневые, шириной 0,5—1 *см*.

Этот вид встречается в Европе, Азии, Северной и Южной Америке, Гренландии, Африке, на Канарских островах, в Австралии, главным образом в мезофильных условиях, под кронами деревьев, на почве в лиственных и смешанных лесах, на лугах, между скалами в тенистых и влажных местах.

Род *солорина* (Solorina) включает лишайники, которые по внешнему виду слоевищ очень напоминают представителей рода пельтигера, но отличаются расположением апотециев. Слоевища у них листоватые, гетеромерные, с сетью жилок и ризоидами на нижней стороне. Крупноклеточный коровой слой развивается не только на верхней стороне, но, в отличие от пельтигер, местами под апотециями и на нижней стороне слоевища. Апотеции образуются не по краям лопастей, а в центральной части слоевища, причем обычно они бывают погружены в небольшие ямчатые углубления. Споры двухклеточные, коричневые, по 2—8 в сумке. Фикобионтом является одноклеточная зеленая водоросль коккомикса, которая образует под коровым слоем этих лишайников толстый слой, иногда прерываемый тяжами гиф. Ниже этого слоя, в сердцевине, у некоторых видов развивается еще один слой из сине-зеленых водорослей рода носток, представляющий собой внутренние сильно разросшиеся цефалодии.

Распространенный вид — *солорина шафранная* (Solorina crocea, табл. 42, *4*) — имеет крупнолистоватые слоевища, образующие округлые розетки диаметром 5—10 *см*, рассеченные на широкие, по краям курчавые лопасти шириной 1—2 *см*. Верхняя поверхность серовато- или светло-коричневая, при увлажнении зеленеющая; нижняя поверхность кирпично-красная, с редкими красновато-коричневыми жилками и буроватыми ризоидами. Апотеции имеют вид темно-коричневых или черных округлых пятен. Обитает на почве, по склонам и обрывам, на карнизах и в щелях скал.

Встречается по всей Арктике, в горных районах Европы, Азии, Северной Америки и Гренландии.

Род *нефрома* (Nephroma) объединяет виды, характерной особенностью которых является образование апотециев на нижней стороне слоевища на концах пальчатовытянутых лопастей. Это тоже листоватые лишайники, но, в отличие от представителей двух предыдущих родов, у них на нижней поверхности слоевища не образуется жилок, она гладкая, ворсисто-бархатистая, с редкими ризоидами. Слоевище гетеромерное, с крупноклеточным коровым слоем как с верхней, так и с нижней стороны. Споры бесцветные, веретеновидные, двух- — четырехклеточные, развиваются по 8 в сумке. Многие представители эпифиты, но немало обитающих и на почве, и на заросших мхами скалах.

Род насчитывает около 45 видов, широко распространенных на земном шаре, преимущественно в горах умеренной зоны.

Пример — *нефрома арктическая* (Nephroma arcticum, табл. 49, *5*). Слоевище этого лишайника широколистоватое, с округлыми лопастями, шириной до 6 *см*, сверху желтовато-зеленое или соломенно-желтое, снизу волокнисто-пушистое, по краям светлое, в центральной части черное. Апотеции крупные, диаметром до 2,5 *см*, с красновато-коричневым диском. С возрастом лопасти слоевища могут поворачиваться, и тогда диск апотециев оказывается обращенным кверху.

Нефрома арктическая растет на почве, на торфяниках, среди мхов, реже на мшистых скалах. Встречается по всей Арктике и высоко в горах Сибири, в Хабаровском крае, на Камчатке и Сахалине, а также в северных и горных районах Европы, Северной Америки, на Алеутских островах, в Гренландии.

Семейство стиктовые (Stictaceae)

Семейство стиктовых объединяет крупнолистоватые лишайники, с высокодифференцированной анатомической структурой. Их слоевища, снабженные сверху и снизу крупноклеточным коровым слоем, имеют вид оливковых, светло- или темно-коричневых крупных листовидных пластин, причудливо вырезанных по краям. Они прикрепляются к субстрату обычно всей нижней поверхностью с помощью коротких нежных ризоидов и лишь по краям слегка приподнимаются, реже только боковой частью, в то время как остальная часть слоевища остается свободной и свисающей. У одних представителей поверхность слоевищ нередко бывает неровной, с характерным сетчатым рисунком — глубокими впадинами, ограниченными выдающимися ребрами; у других такого сетчатого рисунка не образуется. Апотеции возникают по краям лопастей или на их поверхности, обычно леканорового типа, с хорошо развитым слоевищным краем. В сумках образуется по 8 спор, споры вытянутые веретеновидные, с одной или несколькими перегородками, бесцветные или коричневые. Кроме того, на слоевищах нередко развиваются соредии и изидии.

Фикобионтом могут быть как одноклеточные зеленые водоросли, так и нитчатые сине-зеленые. В первом случае, как и у пельтигеровых, на поверхности или внутри слоевища развиваются еще и цефалодии, содержащие сине-зеленые водоросли.

В состав семейства входит 3 рода, представители которых растут главным образом на стволах и ветвях деревьев, реже на поверхности скал. Распространены стиктовые преимущественно в тропических, субтропических и умеренно теплых областях южного полушария, причем особенно много их в океанических районах.

Род *лобария* (Lobaria) насчитывает около 70 видов, отличающихся крупнолистоватыми слоевищами с сетчато-складчатой поверхностью и распространенных главным образом в тропических, субтропических и умеренно теплых областях северного и южного полушарий. Особенно много видов в субтропических и тропических районах Тихого океана. В Голарктике наиболее богата лобариями флора Японии, Китая, советского Дальнего Востока, Тихоокеанского побережья Северной Америки, в Европе — приатлантических районов.

Один из наиболее широко известных и распространенных видов — *лобария легочная* (Lobaria pulmonaria, табл. 47, *1*, рис. 329). Слоевище этого лишайника имеет вид широкой листовидной пластинки, по краям округло вырезанной и образующей короткие и широкие лопасти. Обычно оно прикрепляется к коре дерева или поверхности скал краем, с помощью бокового гомфа; большая часть слоевища остается свободной и свисает. Сверху слоевище светло- или оливково-коричневое, сетчато-складчатое, с глубокими впадинами, окруженными выступающими ребрами. Нижняя поверхность неровная, с беловатыми голыми выпуклостями, соответствующими впадинам верхней поверхности, отделенными друг от друга темными участками, покрытыми короткими ризоидами. На верхней поверхности вдоль ребер обычно расположены крупные бугорчатые белые сорали и изидии. Апотеции образуются редко. Этот лишайник встречается в лесах по всей Европе, на Кавказе, в Азии, Северной Америке, Африке, на Канарских островах и в Австралии.

Лобария легочная издавна известна в народной медицине. Когда-то из-за сходства ее внешнего облика с тканью легкого ее применяли при лечении легочных болезней. В настоя-

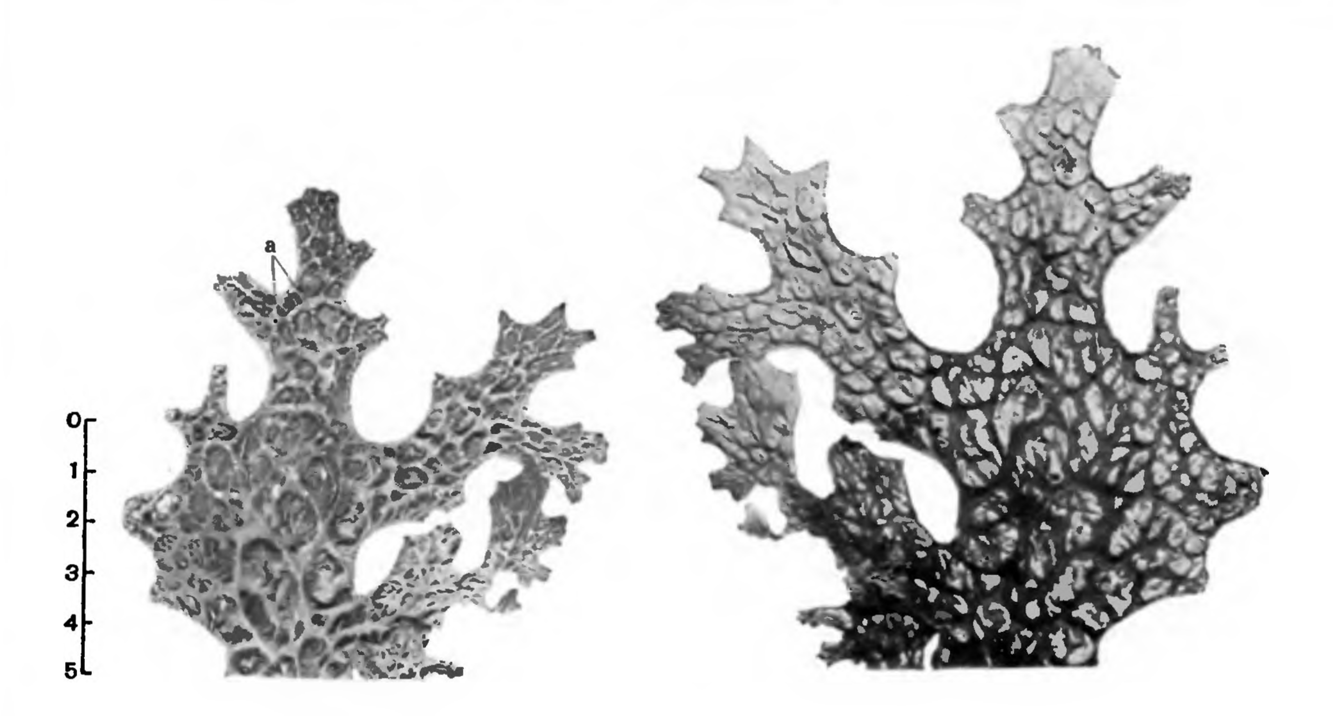


Рис. 329. Lobaria pulmonaria:
слева — верхняя поверхность слоевища (*a* — соралии); справа — нижняя поверхность слоевища.

щее время лишайник используют только в парфюмерной промышленности.

Род *стикта* (Sticta) включает около 170 видов, которые имеют коричневые листоватые слоевища, лишенные сетчатого рисунка сверху. На нижней ровной поверхности, которая бывает светло- или темно-коричневой, войлочно-пушистой или густо-реснитчатой, всегда разбросаны правильно округлые белые или ярко-желтые гладкие пятнышки — цифеллы, представляющие собой отверстия, через которые воздух проникает внутрь слоевища. Отверстия ведут в чашевидные углубления, дно которых выстлано округлыми клетками сердцевинных гиф (рис. 302). Окраска цифелл зависит от окраски сердцевины, которая у этих лишайников может быть бесцветной или лимонно-желтой. Соредии, нередко образующиеся по краям лопастей или по всей их поверхности, тоже могут быть лимонно-желтыми или белыми (табл. 46, вверху слева).

Наибольшее видовое разнообразие стикт наблюдается в умеренно теплых окраинах южного полушария, особенно в районах с океаническим климатом, например в Новой Зеландии, в теплых и влажных районах Австралии, Тасмании и в океанических районах тропической, субтропической и умеренной Южной и Центральной Америки. В субтропики и умеренные области северного полушария заходит не более 25 видов, из них в умеренных областях встречается всего 8 видов, один вид растет в полярных районах.

Пример — *стикта Райта* (Sticta wrightii, табл. 47, *4*). Слоевище этого лишайника имеет вид крупных, по краям выемчато-лопастных пластин. Верхняя поверхность слоевища пепельно-серая или светло-коричневая, гладкая, слегка блестящая; нижняя — светло-коричневая, покрытая густым покровом реснитчатых ризоидов, с белыми цифеллами между ними. На слоевище обычно образуются апотеции, а соредии и изидии не развиваются. Апотеции в виде плоских коричневых округлых дисков диаметром до 8 *мм*.

Этот лишайник растет на коре деревьев, реже на поверхности скал. Встречается довольно редко, главным образом в горах, известен в Европе, Азии и Америке.

Семейство лецидеевые (Lecideaceae)

Это одно из основных и довольно обширных семейств лишайников, представителей его объединяет один общий признак: плодовые тела их — апотеции лецидеевого или биаторового типа. Край таких апотециев, называемый собственным, никогда не содержит водорослей и образован хорошо развитым эксципулом, состоящим из продольно идущих, плотно прилега-

ющих друг к другу бесцветных или темноокрашенных гиф. Это главным образом накипные лишайники, образующие на поверхности субстрата тонкие или довольно толстые порошковатые, зернистые, бородавчатые или растрескавшиеся ареолированные корочки (рис. 330). Слоевище хотя и гетеромерное, но все же с примитивной анатомической структурой, не покрытое коровым слоем или, редко, со слаборазвитой корой. Оно прикрепляется к субстрату гифами сердцевины или с помощью темного подслоевища, нередко хорошо заметного между ареолками слоевища или по его краям в виде темной каймы (табл. 55). Лишь у представителей некоторых родов слоевище чешуйчатое или в виде маленьких листочков, иногда пузыревидно-вздутых, и тогда оно имеет более или менее хорошо развитый коровой слой и прикрепляется к субстрату либо сердцевинными гифами, либо довольно длинными корнеподобными ризоидальными тяжами. Фикобионтом могут быть представители целого ряда родов зеленых водорослей, как одноклеточных, так и нитчатых,— мирмеция, псевдохлорелла, требуксия, хлоросарцина, коккоботрис, плеврококкус.

Споры у лецидеевых разнообразного строения, от эллипсоидных одно-двухклеточных до вытянутых поперечно-многоклеточных, иногда споры муральные, бесцветные и темноокрашенные.

Семейство содержит 12 родов, виды которых отличаются друг от друга главным образом формой и строением спор, строением апотециев и слоевища. Лецидеевые растут на скалах, валунах, мелких камнях, почве, коре деревьев, мхах, растительных остатках, на слоевищах других лишайников. Они чрезвычайно широко распространены по всему земному шару, встречаются как на равнинах, так и в горных районах, в полярных и высокогорных пустынях, в лесах, в степных и пустынных областях, в тропиках и субтропиках.

Род *лецидея* (Lecidea) — центральный в семействе. Он насчитывает 970 видов, для которых характерно накипное слоевище, черные, очень твердые лецидеевые апотеции и одноклеточные бесцветные эллипсоидные споры, развивающиеся по 8 (редко по 16—32) в сумке. Слоевища имеют вид беловатых, сероватых, желтоватых или коричневатых тонких, зернисто-бугорчатых или довольно толстых ячеисто-потрескавшихся корочек. Разбросанные на них характерные углисто-черные, сидячие или, реже, погруженные апотеции позволяют уже по внешнему виду лишайника определить его принадлежность к лецидеям. Однако в пределах рода эти лишайники очень трудно идентифицировать. Многочисленные виды, входящие в его состав, отличаются друг от друга главным образом строением апотециев, размерами и окраской их анатомических слоев, формой и величиной спор, толщиной парафиз и другими подобными признаками.

При изучении под микроскопом поперечных срезов видно, что внешне однообразно окрашенные углисто-черные апотеции имеют чрезвычайно разнообразную окраску анатомических слоев. Так, верхняя часть гимениального слоя может быть окрашенной в медно-зеленый, изумрудно-синий, зеленовато-черный, бурый, желто- и черно-бурый цвета. Гипотеций бывает бесцветным, розоватым, желтовато-коричневым, темно-коричневым, рыжим, красным и др. Разнообразна окраска эксципула: синевато-зеленая, черно-зеленая, красно-коричневая, коричневая, часто с фиолетовым оттенком. Каждый вид имеет совершенно определенную окраску этих слоев.

В качестве субстрата большинство видов предпочитает гранитные скалы, валуны, известняки, доломиты, но нередко они встречаются на коре лиственных и хвойных пород, на гниющей обнаженной древесине, на поверхности бесплодных почв, на растительных остатках, дерновинках мхов, на слоевищах других лишайников. Наиболее богаты видами области Голарктики (74% всех известных видов), особенно арктические и горные районы. Около 9% видов — аборигены палеотропических областей. Неотропические области заметно беднее, здесь число видов не превышает 6,2%. Богата эндемичными видами флора Антарктики (5,5%), здесь они встречаются в крайних условиях — всего в 390 *км* от Южного полюса. Австралийская флора насчитывает около 20 видов, что составляет 2,3%. Бедна видами капская флора.

Один из наиболее широко распространенных видов — *лецидея бородавчатая* (Lecidea glomerulosa, рис. 330). Слоевище этого лишайника в виде беловатой, сероватой или серовато-оливковой бугорчатой корочки обычно можно встретить на коре осины, ольхи, тополя и других лиственных пород. На слоевище всегда развиты многочисленные апотеции, достигающие в диаметре 0,3—1 *мм*, черные, голые, сначала плоские, с хорошо заметным собственным краем, в зрелости выпуклые, с исчезнувшим краем.

Этот вид встречается почти повсеместно в лесах Европы, Азии, Северной Америки, а также в Гренландии, Северной Африке, на Канарских островах. Чаще всего развивается на коре лиственных пород, реже на хвойных породах и обнаженной древесине, вблизи человеческого жилья (на заборах, старых бревнах колодцев, сараев).

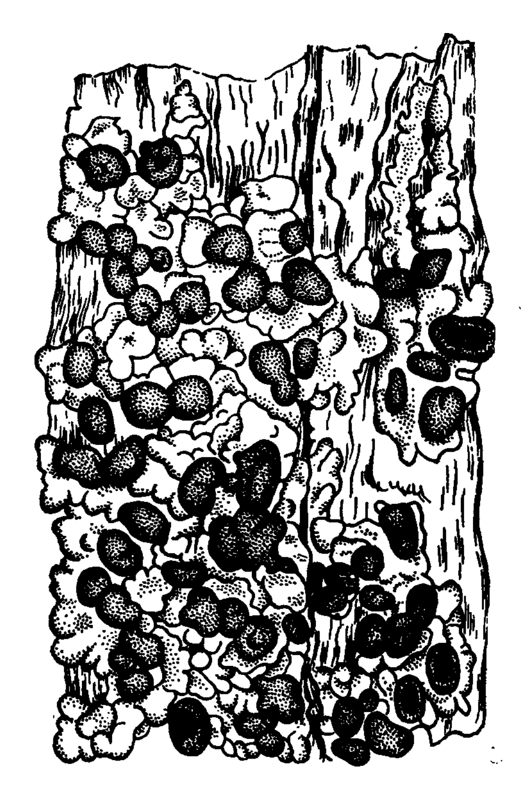


Рис. 330. Lecidea glomerulosa: внешний вид слоевища с апотециями.

Род *биатора* (Biatora) очень близок к предыдущему роду и нередко считается его подродом, так как его представители отличаются от лецидей только строением апотециев. Апотеции биаторового типа, не углисто-черные и твердые, как у лецидей, а светлоокрашенные, мягкой консистенции, во влажном состоянии подобные расплавленному воску. Остальные признаки совпадают: это также накипные лишайники и в сумках у них, как и у лецидей, образуется по 8 небольших эллипсоидных одноклеточных бесцветных спор.

Род насчитывает более 500 видов, широко распространенных по всему земному шару. Более 300 видов (около 60%) ограничены в своем распространении Голарктикой. В палеотропических областях известно свыше 90 видов (18%). Значительно беднее неотропические области, здесь встречается приблизительно 56 видов этого рода (11%). Австралийская флора насчитывает 26 аборигенных видов (5,7%). Капская и антарктическая флоры имеют каждая по 10 эндемичных видов. Выделяются по числу видов флоры Новой Зеландии и Японии (5,5 и 2,7%).

Виды биаторы растут на различных субстратах, но предпочитают поселяться на коре деревьев, гнилых пнях и другой гниющей или обгорелой древесине, на торфяной и гумусовой почве, на мхах и растительных остатках. Все же нередко, особенно в горах, они развиваются и на поверхности силикатных горных пород, андезитах, кварцитах, гнейсах, известняках.

Один из очень широко встречающихся в лесах северного полушария видов — *биатора болотная* (Biatora uliginosa). Слоевище этого лишайника имеет вид оливковой, оливково-бурой или серо-коричневой порошкообразной или зернистой корочки. Апотеции на слоевище развиваются в большом количестве. Они достигают в диаметре 0,4—0,7 *мм*, окрашены в бурый или буро-черный цвет, молодые с плоским диском, окруженным тонким собственным краем, старые выпуклые, без краев. Растет в хвойных, реже лиственных лесах, на болотах, на торфяной и гумусовой почве, на слабо закрепленных песках, на гнилых пнях, поваленных стволах деревьев. Распространен этот вид в равнинных и горных лесах Европы, Северной Азии и Северной Америки.

Род *псора* (Psora) очень близок к двум предыдущим благодаря аналогичному строению апотециев и спор, но отличается строением слоевищ. Слоевища состоят здесь из коричневых, розовых, кирпично-красных, рыжеватых, пепельно-серых или оливковых чешуек, разбросанных на поверхности почвы или растущих близко друг к другу и образующих корочку. Иногда они прикрепляются к субстрату боковой стороной, а остальная часть чешуек остается приподнятой, и тогда чешуйки налегают друг на друга как черепицы крыши. По анатомическому строению слоевище псор более сложное, чем у лецидей, в нем хорошо различаются отдельные слои, сверху оно покрыто параплектенхимным коровым слоем, на нижней стороне нередко образуются ризоидальные тяжи, длина которых достигает 0,5 *см*. Иногда чешуйки прикрепляются к субстрату гифами сердцевины, преимущественно в центральной части.

Род насчитывает более 100 видов, из них около 65 встречается в Голарктике. Многие виды — типичные представители напочвенных лишайников, в степях и полупустынях они являются неотъемлемыми компонентами напочвенной лишайниковой флоры. Некоторые из них встречаются и в холодных пустынях Арктики, и в альпийском поясе гор, и в таежных лесах. Палеотропические и неотропические области бедны этими лишайниками: для первых известно 13 видов, для вторых — 16.

Псора обманчивая (Psora decipiens, табл. 46, внизу справа) — характерный представитель рода — имеет вид округлых чешуек диаметром 1—8 *мм*, растущих на почве. Сверху чешуйки

кирпично- или коричневато-красные, иногда с голубовато-белым налетом, часто с белой каймой по краям. Снизу чешуйки пепельно-серые с многочисленными ризоидами. Апотеции достигают в диаметре 0,8—1,8 *мм*, окрашены в черный или буро-черный цвет, располагаются по краям чешуек.

Этот лишайник обитает обычно на карбонатной почве. Он очень характерен для флоры лишайников равнинных и горных степей, но встречается также в Арктике и в высокогорном поясе. Распространен в арктических областях и горах Европы, на Кавказе, в Средней Азии, на Алтае, в Прибайкалье, Саянах, Якутии, Монголии, Китае, Северной Америке, Гренландии, Африке, Новой Зеландии.

Псора лестничная (Psora scalaris, табл. 46, внизу слева) образует пепельно- или зеленовато-серые чешуйки диаметром 0,8—2 *мм*, обычно приподнимающиеся и покрывающие друг друга зазубренными краями. С нижней стороны чешуйки светлые, покрытые белыми соредиями. Апотеции развиваются довольно редко, они достигают в диаметре 0,4—2 *мм*, выпуклые, черные, нередко покрытые беловатым налетом, с тонким, извилистым собственным краем.

Этот лишайник встречается в светлых сосновых лесах и на открытых местах на коре сосен, особенно часто на обуглившихся после пожара местах, а также на старых гнилых и горелых пнях и другой гниющей древесине. Распространение вида связано главным образом с зоной хвойных лесов, изредка он заходит и в лесотундру. Распространен по всей Европе, в северной части Азии, в Северной и Центральной Америке.

Род *бацидия* (Bacidia) включает лишайники, для которых характерны многоклеточные споры веретеновидной, шиловидной или нитевидной формы, с одной или несколькими поперечными перегородками. Слоевище у бацидий накипное, чаще всего в виде зернисто-бородавчатой или порошковатой беловатой, сероватой, зеленовато-серой или оливково-коричневой корочки, иногда гипофлеодное или эндолитное. Оно имеет примитивное анатомическое строение, лишено корового слоя и прикрепляется к субстрату гифами сердцевины или подслоевища. Апотеции обычно биаторового строения, чаще всего красновато-коричневые, розовато-желтые, светло- или буровато-рыжие, восковидные, реже темные, буровато- или зеленовато-черные.

Род насчитывает более 600 видов, причем более половины из них встречается в неотропических и палеотропических областях. В Голарктике бацидии распространены главным образом в умеренно теплых областях; в других районах число видов резко сокращается, а в

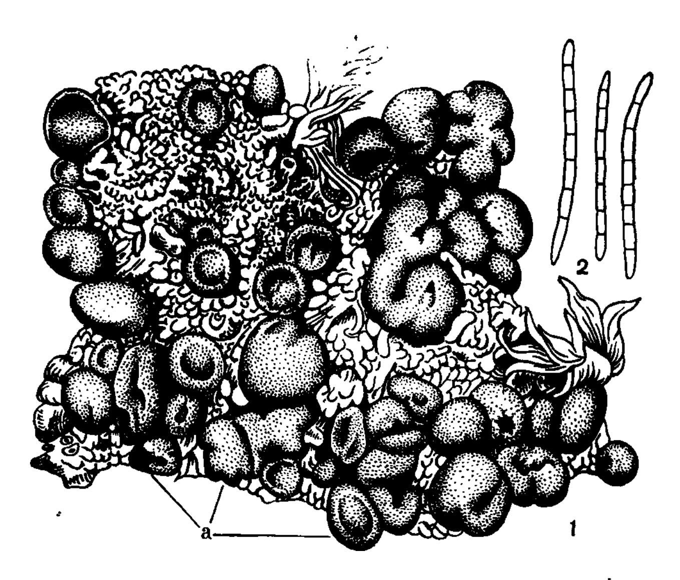


Рис. 331. Bacidia muscorum:

1 — общий вид слоевища с апотециями (*а*), развившегося на веточках мха; *2* — споры.

Арктику заходят только 3 вида. В Новой Зеландии известно более 40, а в Субантарктике — 12 эндемичных видов, в то же время флоры Австралии, Капской области и Антарктики бедны представителями этого рода. Излюбленный субстрат бацидий — кора деревьев, разрушающиеся дернинки мхов, растительные остатки, а также гниющая древесина и слоевища других лишайников, реже они растут на каменистых субстратах, силикатных и известковых скалах, на поверхности почвы. Существует также группа эпифилльных видов, развивающихся на листьях вечнозеленых растений и на хвое.

Характерный пример — *бацидия моховая* (Bacidia muscorum, рис. 331), имеющая вид беловатой, беловато-зеленоватой или сероватооливковой бугорчато-бородавчатой или зернистой корочки, развивающейся на веточках мхов. Апотеции разбросаны по всему слоевищу, диаметром они 0,3—1,5 *мм*, буро-черные, молодые — с плоским диском, окруженным тонким собственным краем, позднее диск становится сильновыпуклым, а край исчезает. Этот лишайник растет на мхах, на богатой карбонатами почве, реже на заросших мхами скалах. Встречается в лесной зоне, на юге в горах, нередко в степях и полупустынях, но заходит также в Арктику. Вид распространен по всей Европе, в Северной Азии, Северной Америке, Гренландии, Центральной Америке.

Род *ризокарпон* (Rhizocarpon), объединяет лишайники с довольно крупными, двух- — четырехклеточными, чаще муральными, бесцвет-

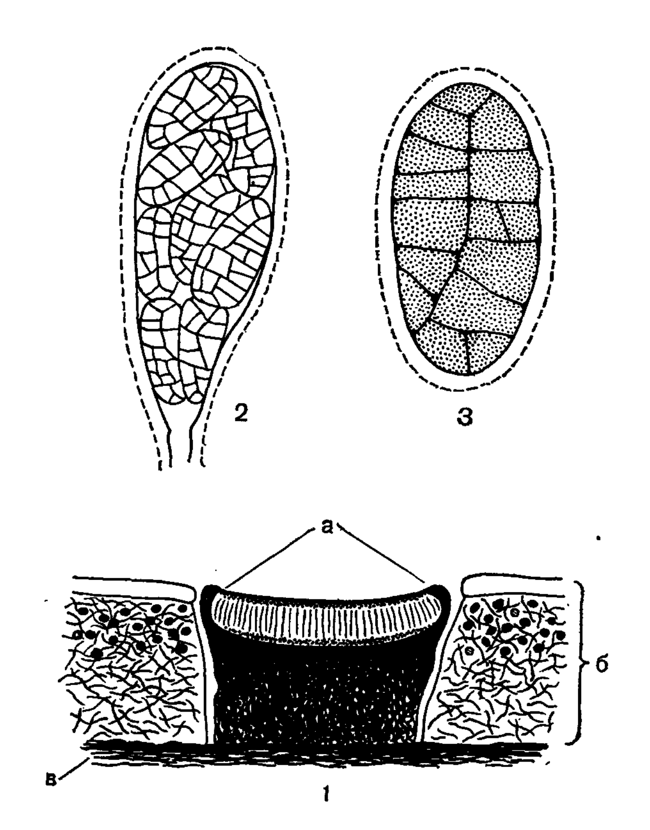


Рис. 332. Rhizocarpon tinei:

1 — апотеций лецидеевого строения (*а*), расположенный между бугорками слоевища (*б*) прямо на черном подслоевище (*в*); *2* — сумка со спорами; *3* — муральная спора с толстой внешней бесцветной оболочкой.

ными или коричневыми спорами с очень толстой бесцветной внешней оболочкой студенистой консистенции. Слоевище у них в виде зеленовато-желтой, сероватой или серовато-коричневой ареолированной корочки, развивающейся на черном подслоевище, хорошо заметном на периферии и между ареолками (табл. 42, *1*). Апотеции черные, лецидеевого типа, развивающиеся обычно между бугорками слоевища непосредственно на темном подслоевище.

Род насчитывает более 150 широко распространенных видов, из них свыше 120 встречаются в северном полушарии. Наиболее обильно они представлены в Арктике и в горных районах, меньшее их количество обитает в равнинных условиях. В тропических и субтропических областях известно всего 18 видов, которые в основном встречаются высоко в горах. Довольно богата видами флора Антарктики — здесь живет 11 видов. Ризокарпоны растут, как правило, на гранитных горных породах и только в виде исключения — на известняках или коре деревьев. Они развиваются на поверхности скал и валунов, на мелких камнях, покрывающих каменистые почвы в высокогорных и полярных пустынях. В Арктике и высокогорьях ризокарпоны являются одной из доминирующих групп наскальных лишайников, и в этих районах нередко можно наблюдать, как поверхность скал приобретает зеленоватую или желтоватую окраску благодаря обильному развитию на них желтоватых слоевищ лишайников этого рода. Обычно они предпочитают поселяться на хорошо освещенных солнцем скалах, открытых ветрам, на которых зимой не образуется постоянного снежного покрова.

Типичный представитель рода — *ризокарпон окрашенный* (Rhizocarpon tinei, табл. 51, внизу справа; рис. 332) на поверхности скал имеет вид ярко-желтых, беловато-желтых или зеленовато-желтых пятен, достигающих в диаметре 1—12 *см*. Слоевище состоит из угловатых, плоских или выпуклых ареолок диаметром 2—3 *мм*, плотно прижатых друг к другу и тогда образующих непрерывную корочку или разбросанных на хорошо развитом черном подслоевище, заметном по краям и между ареолками. Апотеции углисто-черные, достигающие в диаметре 0,3—1,5 *мм*, угловатые или округлые, плоские.

Вид широко распространен в Арктике и Антарктике, в умеренной зоне северного и южного полушарий и высоко в горах тропических и субтропических областей. В умеренной зоне растет как высоко в горах, так и ниже альпийского пояса, а также на равнинах, в лесах бореальной зоны, в средиземноморских районах, в океанической части Европы.

Семейство кладониевые (Cladoniaceae)

К этому семейству принадлежит большой и широко известный род кладония (Cladonia) и некоторые более мелкие роды — глоссодиум (Glossodium), пикнотелия (Pycnothelia) и др.

Род *кладония* (Cladonia) характеризуется разделением слоевища на две части — первичное и вторичное слоевище. Первичное слоевище состоит из чешуек разной формы и величины (от 1 до 30 *мм*), покрывающих субстрат (почву, кору, древесину или др.). Иногда они образуют плотный покров или же по мере старения лишайника редеют или совсем исчезают. Из первичного горизонтального слоевища вырастает вторичное вертикальное слоевище — подеции. Подеции бывают весьма разнообразной формы — простые палочковидные, простые со сцифообразными расширениями, разреженно или густо ветвящиеся и пр. Внутри они имеют полость, а снаружи покрыты коровым слоем из густо сплетенных гиф, иногда коровой слой отсутствует. Стенки подециев образованы сердцевиной и содержат водорослевый слой.

На них часто образуются соредии и изидии. Высота подециев у большинства видов 2—8 *см*, редко до 20 *см*. Подеции нередко покрыты чешуйками — филлокладиями, которые увеличивают их ассимиляционную поверхность. На подециях (в концах, по краям сциф, редко на стенках) встречаются плодовые тела — апотеции. Они лецидеевого типа (без слоевищного края), окрашены в коричневый, светло-бурый или красный цвет. В сумках по 8 одноклеточных (редко четырехклеточных) бесцветных спор. Пикнидии расположены на чешуйках первичного слоевища или на подециях. Фикобионт обычно зеленая одноклеточная требуксия.

В химическом отношении кладонии — один из наиболее сложных и пестрых родов среди лишайников. Они содержат десятки разных лишайниковых веществ, причем морфологически единый вид может в разных частях своего ареала содержать различные вещества или их комбинации («химические расы», или «химические виды»). Многие из лишайниковых веществ встречаются в определенных видах весьма постоянно и являются для них существенными систематическими признаками. Поэтому в современной систематике кладоний нельзя обойтись без химического анализа гербарного материала или по крайней мере без применения реактивов, которые, реагируя с лишайниковыми веществами, дают определенную окраску коры или сердцевины слоевища.

Кладонии чрезвычайно широко распространены во всех растительно-климатических зонах, от полярных пустынь до тропиков. Видовое разнообразие их также велико. В настоящее время известно более 300 видов кладоний, не говоря о сотнях и сотнях внутривидовых единиц — разновидностях, формах. В СССР известно почти 100 видов кладоний. Больше всего их встречается в тундрах, лесотундрах и в зоне хвойных лесов, но их можно найти и в высокогорьях, и даже в сухих степях и пустынях.

В хозяйстве человека самое важное место занимают виды кладоний, издавна называемые в народе «оленьи мхи» и «ягели». Эта группа лишайников объединяет более 40 видов, из них в СССР произрастает 12 видов. У видов этой группы (их выделяют в особый подрод (Cladina) первичное корковидное слоевище по мере роста лишайника скоро исчезает, а вторичное слоевище (подеции) сильно разветвляется и имеет вид кустиков. Поверхность подециев здесь паутинисто-войлочная, почти совсем без корового слоя, без соредий и филлокладий. Подеции в нижней части постепенно отмирают, а наверху продолжают расти и достигают в отдельных случаях в высоту до 20 *см* (обычно 5—10 *см*). Многие виды этой группы весьма широко распространены, особенно в умеренных и северных зонах, и растут на различных субстратах, чаще всего на земле, но встречаются и на древесине, мхах, скалах и пр. Они дают большую биомассу (нередко 10—15 *ц/га*) и служат ценнейшим кормом для северных оленей. Кроме того, они находят применение как сырье для получения антибиотически действующих веществ. Некоторые из них — *кладония альпийская* (Cladonia alpestris, табл. 48, *6*; 56, вверху слева), *лесная* (Cl. sylvatica), *неприглаженная* (Cl. impexa), *мягкая* (Cl. mitis) и др. — всегда содержат усниновую кислоту, являющуюся материалом для получения лекарственных препаратов «Бинан», «Усно» и др.

Из видов этой группы особенно широко распространены кладонии альпийская, лесная, мягкая и *оленья* (Cl. rangiferina, табл. 56, вверху слева). Кладония альпийская образует беловато-зеленые или желтоватые куполовидные кустики высотой до 20 *см*; подеции ветвятся дихотомически, верхушечные веточки прямостоящие; растет в сосновых борах, тундрах, на кочках на верховых болотах.

Кладония лесная образует более разреженные по сравнению с предыдущим видом желтовато-белые дернинки высотой до 10 *см*; подеции дихотомически-разветвленные, верхние веточки поникающие, коричневые на концах; растет в сосновых лесах, в тундрах, на старых крышах и т. д.

Кладония мягкая по внешнему виду очень похожа на кладонию лесную, но надежно отличается от нее реакцией на парафенилендиамин: у кладонии лесной под действием этого реактива кора окрашивается в красный цвет и, кроме того, ее слоевище на вкус горькое, а у кладонии мягкой парафенилендиамин реакции не дает и слоевище не горькое. Кладония мягкая более светолюбивый вид, растет в открытых местах в сосновых лесах, в тундрах, на верховых болотах, на замшелых скалах.

Кладония оленья хорошо отличается от других видов этой группы пепельно-серым цветом слоевища и поникающими в одну сторону коричневыми конечными веточками; подеции у нее высотой до 15 *см*, образуют раскидистые кустики. Растет в сосновых лесах, в тундрах, на верховых болотах, на старых крышах и пнях.

Интересную внутриродовую группу образуют виды кладоний, имеющие красные апотеции (секция Coccíferae), окраска которых обусловлена присутствием родокладониевой кислоты. Принадлежащая к этой группе *кладония бесформенная* (Cl. deformis, табл. 48, *4*) имеет простые, высотой до 5 *см* сернисто-желтые подеции, кончающиеся сцифообразными расширениями. Поверхность ее подециев покрыта налетом из мучнистых соредий. Вид содержит



Рис. 333. Umbilicaria esculenta.

в большом количестве (до 8%) усниновую кислоту и поэтому имеет большое значение как сырье для изготовления антибиотиков. Этот лишайник растет особенно часто на торфянистой почве, но встречается и в сосновых борах, на пнях, у подножия стволов сосен и т. д. *Кладония Флёрке* (Cl. floerkeana) также несет на коротких (до 3 *см*) разветвленных подециях красивые красные апотеции. Растет на песчаной почве, на гниющей древесине (табл. 48, *2*).

Род *тамнолия* (Thamnolia) в последнее время тоже включают в семейство кладониевых. Раньше его представители считались «несовершенными лишайниками», и их относили к семейству уснеевых. Хотя плодовые тела у тамнолии до сих пор не найдены, точными химическими исследованиями установлено родство этой группы с кладониевыми.

У *тамнолии червеобразной* (Thamnolia vermicularis) слоевище состоит из подециевидных белых палочек длиной до 15 *см*, лежащих на почве, мхах и других лишайниках. «Палочки» внутри полые, к концам заостренные. Каждый, кто внимательно присматривался к растительности тундр или высокогорий, несомненно, замечал эти странные белые образования, иногда скопляющиеся в густые куртинки (табл. 48, *3*; 51, вверху слева).

Семейство стереокауловые (Stereocaulaceae)

Слоевище стереокауловых, как и кладониевых, состоит из двух частей: первичного слоевища, имеющего вид зернисто-бугорчатой или мелкочешуйчатой корочки, и вторичного слоевища — псевдоподециев, которые, однако, не полые, как подеции у кладониевых, а заполнены внутри толстостенными гифами. Подеции простые или ветвящиеся, они образуют кустики, покрытые филлокладиями разнообразной формы. Очень часто на подециях встречаются цефалодии в виде светлых или темных головчато-бугорчатых выростов, содержащих сине-зеленые водоросли. Апотеции коричневые или черные, лецидеевого типа. Сумки содержат 6—8 спор. Споры от четырех- до многоклеточных. Стереокауловые содержат несколько постоянно встречающихся лишайниковых веществ.

Род *стереокаулон* (Stereocaulon) объединяет 80 видов, из них в СССР обнаружено 20. Одним из наиболее распространенных является *стереокаулон войлочный* (Stereocaulon tomentosum, табл. 49, *2*). У него первичное слоевище почти всегда незаметно. Псевдоподеции густо разветвленные, образуют беловато-серые дерновинки высотой до 5 *см*. Растет на песчаной почве на дюнах, в верещатниках, в сосновых лесах.

Семейство умбиликариевые (Umbilicariaceae)

Это небольшое, но чрезвычайно интересное семейство, очевидно, очень древнее и не имеющее близких родственных групп. Оно объединяет лишайники, слоевище которых образует листоватые пластинки, иногда довольно большие (диаметром до 20 *см*), прикрепляющиеся к субстрату при помощи центрального гомфа. Пластинки покрыты с обеих сторон коровым слоем разной окраски, от серовато-белой до черноватой, но никогда не желтой и не зеленой. Нижняя сторона слоевища голая или снабжена ризинами, которые, однако, не служат для прикрепления слоевища к субстрату. Апотеции построены своеобразно, они лецидеевого типа, но именуются гирофороидными, так как снабжены особыми орнаментальными выростами разной формы, напоминающими извилины головного мозга — гирусы. Парафизы простые, несколько утолщенные. Споры одноклеточные, реже муральные, бесцветные или буроватые. Фикобионтом является одноклеточная зеленая водоросль требуксия.

В семейство входит только один род.

Род *умбиликария* (Umbilicaria) содержит 50 видов, экологической особенностью которых является их кальцефобность — они никогда не растут на известковых субстратах. Большинство видов встречается на скалах в тундрах, лесотундрах и высокогорьях, иногда они растут на камнях и скалах в лесной зоне.

Примером может служить *умбиликария Мюленберга* (Umbilicaria muehlenbergii, табл. 42, *5*). В Японии на скалах встречается в массе *умбиликария съедобная* (U. esculenta, рис. 333), которую местное население использует в пищу и считает деликатесом. В арктоальпийской зоне обычна *умбиликария короткошерстная* (U. vellea).

Семейство акароспоровые (Acarosporaceae)

Это семейство объединяет лишайники, имеющие накипное или чешуйчатое слоевище, и лишь у немногих видов оно листоватое. Слоевище прикрепляется к субстрату при помощи гиф сердцевинного слоя, подслоевища или гомфа (у листоватых). Апотеции леканорового или лецидеевого типа, часто погруженные в слоевище или сидячие. Парафизы простые или разветвленные. Сумки содержат много мелких, одно- или двухклеточных бесцветных спор.

Семейство включает 9 родов, из которых наиболее богат видами один.

Род *акароспора* (Acarospora) объединяет 300 видов, характерным признаком которых является строение слоевища, состоящего из обособленных или сближенных чешуек, несущих апотеции. Иногда слоевище по периферии с лопастями или образует сплошную потрескавшуюся корочку. К субстрату слоевище прикрепляется при помощи гиф сердцевинного слоя и подслоевища. Коровой слой всегда хорошо развитый, параплектенхимный. Апотеции леканорового типа, одиночные или по нескольку вместе, часто погруженные в слоевище. Парафизы простые, членистые. Сумки вздутые, содержат множество небольших бесцветных одноклеточных спор. Интересно, что акароспоры никогда не образуют ни соредий, ни изидий. Виды этого рода широко распространены в нескольких растительно-климатических зонах, от тундр до пустынь. Они обитают как на силикатных, так и на известковых скалах, на сланцах, песчаниках, гипсах, солонцеватых почвах, на других лишайниках и очень редко на древесине и мхах.

В северных областях и высокогорьях встречается интересная красновато- или темно-коричневая Acarospora molybdina (табл. 44). Она образует округлые розетки, состоящие в центре из толстой корочки, а по периферии — из узких лопастей. В степях и пустынях на солонцеватых почвах растет *акароспора реагирующая* (A. reagens, табл. 45). Там она образует толстые беловато-серые корочки, состоящие из чешуек, покрытых густым белым порошковатым налетом. Верхний коровой слой ее слоевища при действии едкого кали окрашивается в ржаво-красный цвет (отсюда и название «реагирующая»). Другой обычный обитатель солонцеватых почв — *акароспора Шлейхера* (A. schleicheri) — образует зеленовато-желтые розетки, состоящие из чешуек.

Семейство пертузариевые (Pertusariaceae)

Это семейство объединяет лишайники, слоевище у которых накипное, с верхним коровым слоем обычно белого или беловато-серого цвета, очень часто с соралями и изидиями. Апотеции часто отсутствуют, но если они есть, то бывают погружены в слоевище, развиваются в особых плодовых бородавочках. Сумки с 1—8 одно- или двухклеточными спорами.

Семейство объединяет 4 рода, из которых только один содержит большое число видов.

Род *пертузария* (Pertusaria) объединяет 250 видов, развивающихся на различных субстратах, чаще всего на коре деревьев, а также на древесине, скалах, почве, мхах и т. д. Слоевище накипное, прикрепляющееся к субстрату при помощи гиф сердцевинного слоя или подслоевища, обычно белое или сероватое, часто с изидиями, которые, обламываясь, образуют скопления соредий — сорали. Апотеции, если они встречаются, развиваются по одному или помногу в особых плодовых бородавочках или погружены в слоевище. Диск апотеция часто лишь точковидный. Парафизы разветвленные, переплетенные. Сумки большие, с 1—8 одноклеточными крупными спорами. Фикобионт — плеврококкус. Виды этого рода содержат большое количество различных лишайниковых веществ.

Пертузарии распространены в Арктике и умеренных зонах северного полушария, особенно много их в Средней Европе и в тундрах. Один из самых обыкновенных видов — *пертузария горькая* (Pertusaria amara). Это светло- или темно-серый лишайник с белыми соралями, растущий повсеместно на коре деревьев в лиственных и смешанных лесах. Его легко узнать на вкус — он чрезвычайно горький, благодаря содержанию пикролихениновой кислоты. В тундрах и лесотундрах, а также в высокогорьях растет на мхах и почве *пертузария пальчатая* (P. dactylina). У нее очень тонкое белое слоевище, из которого вырастают многочисленные цилиндрические изидии высотой 1—4 *мм*. На лиственных породах очень часто встречается *пертузария шариконосная* (P. globulifera, табл. 54), обра-

зующая на коре деревьев большие (диаметром до 25 *см*) зеленовато-серые пятна, окаймленные темными и светлыми концентрическими зонами.

Семейство леканоровые (Lecanoraceae)

Леканоровые — одно из наиболее крупных семейств среди лишайников, содержащее более 10 родов с сотнями видов. Слоевище у леканоровых накипное или по краям лопастное, с хорошо развитым верхним коровым слоем. Апотеции обычно округлые, сидячие или погруженные в слоевище, окруженные слоевищным краем. Сумки с 8—32 одноклеточными или поперечно двух-—многоклеточными спорами. Фикобионт — типа протококкус.

Род *леканора* (Lecanora) содержит около 400 видов, которые по анатомо-морфологическому строению довольно однообразны. Признаки, служащие для их различения, мелкие, часто малозаметные, поэтому идентификация видов сложна. Слоевище накипное, сплошное или ареолированное, редко чешуйчатое, обыкновенно с хорошо развитым верхним коровым слоем. Апотеции сидячие на поверхности. Сумки с 8 (реже с 16—32) одноклеточными бесцветными спорами. Химически виды разнообразны и содержат многие лишайниковые вещества.

Распространены эти лишайники очень широко. В Карпатах, на Кавказе и в Крыму на гладкой коре буков и грабов часто встречается *леканора оголенная* (Lecanora glabrata, табл. 53), образующая тонкое голое светло-серое с желтоватым оттенком слоевище, несущее округлые, темно-бурые апотеции. В сухих местообитаниях на силикатных скалах от Арктики до высокогорий на юге встречается *леканора обломочная* (L. frustulosa, табл. 43) с толстым бугорчато-бородавчатым желтоватым слоевищем, несущим крупные (диаметром 1—3 *мм*) блестящие коричневые апотеции. *Леканора толстогубая* (L. pachycheilea, табл. 54)—азиатский вид, встречающийся у нас на Дальнем Востоке на гладкой коре лиственных пород. У нее морщинисто-бородавчатое беловатое слоевище, позднее бородавки разрушаются и образуют соредиозный лепрозный покров, среди которого находятся многочисленные коричнево-красные апотеции. Широко распространенный литофильный вид — *леканора скальная* (L.rupicola, табл. 43), образующая на силикатных горных породах довольно крупные, толстые, трещиновато-ареолированные серые слоевища с немного углубленными в них выпуклыми апотециями, покрытыми сизым налетом. На коре разных лиственных пород очень часто встречается *леканора коричневая* (L. subfuscata, табл. 53). Слоевище у нее тонкое, серое, ограниченное черной линией подслоевища, с рыжевато-бурыми апотециями. Все эти виды встречаются в основном в естественных, не тронутых человеком местообитаниях, но есть и такие, которые предпочитают культурные ландшафты. Самой интересной из них является *леканора пылевая* (L. conizaevides). В Средней и Западной Европе считают, что она растет только в городских условиях.

Род *аспицилия* (Aspicilia) объединяет виды, которые отличаются от леканор в основном апотециями, погруженными в слоевище. Среди них очень интересную группу составляют так называемые кочующие лишайники, которые к субстрату (почве) не прикрепляются и переносятся ветром с места на место. Такова, например, *аспицилия съедобная* (Aspicilia esculenta, табл. 50), образующая шаровидно-угловатые комочки диаметром 1—4 *см*, свободно лежащие на глинистых и солонцеватых почвах в степях, пустынях и горах засушливых областей.

Род *гематомма* (Haematomma) включает лишайники, которые образуют бугорчатые или порошковатые слоевища на различных субстратах — на коре деревьев, скалах и пр.

У *гематоммы ветровой* (Haematomma ventosum, табл. 42, *2*) слоевище толстое, зеленовато-желтое, с кроваво-красными апотециями. Это очень обычный вид на горных породах в горах и Арктике.

Род *плаколеканора* (Placolecanora) объединяет виды с лопастным слоевищем. *Плаколеканора щитовидная* (Placolecanora peltata, табл. 44)— обычный вид в горах и в Арктике, где растет на силикатных породах. Ее слоевище чешуйчато-лопастное, желтоватое, образует почти правильные розетки диаметром 3—4 *см*, прикрепленные к субстрату гомфом.

Семейство пармелиевые (Parmeliaceae)

Это семейство включает ряд родов с большим количеством широко распространенных видов. Слоевище у них обычно листоватое, реже кустистое, дорсовентральное, с хорошо развитым верхним коровым слоем. Апотеции образуются часто леканоровые, сидячие или, реже, на ножках. Сумки с 8, реже со многими спорами. Споры одноклеточные. Фикобионт— зеленая водоросль требуксия.

Род *пармелия* (Parmelia)— самый большой в семействе, содержит более 600 видов, из них в СССР встречается 80. Слоевища у этих лишайников листоватые, различно окрашенные — беловато-серые, серые, желтовато-зеленые, коричневые, черновато-бурые, прикрепляющиеся к субстрату ризинами. Растут пармелии на деревьях, древесине, скалах, реже на почве. Рас-

пространены во всех растительно-климатических зонах.

В тундровой и лесотундровой зонах весьма обычна *пармелия центробежная* (Parmelia centrifuga), зеленовато-желтоватое слоевище которой в центре отмирает, а в периферических частях растет дальше и образует на скалах и камнях иногда большие (диаметром до 1 *м*) круги. К этому виду близка *пармелия извилистая* (P. incurva), на лопастях которой образуются большие головчатые сорали. К той же группе «желтых» пармелий (Xanthoparmelia) относится *пармелия блуждающая* (P. vagans, табл. 50), широко распространенная в степной и полупустынной зоне. Это типичный кочующий лишайник, слоевище которого не прикрепляется к субстрату (почве), а лежит свободно и переносится ветром с одного места на другое. Лопасти слоевища заворачиваются в трубочки (у других видов они плоские). Этот вид широко использовался в народной медицине для лечения ожогов, ран и пр. В лесной зоне из группы «желтых» пармелий обыкновенны *пармелия узколистная* (P. stenophylla) — без изидий и *пармелия усыпанная* (P. conspersa) — с изидиями. Обе растут на скалах и камнях.

Большую группу образуют так называемые «коричневые» пармелии (Melanoparmelia), из которых весьма широко распространена *пармелия оливковая* (P. olivacea), образующая на коре деревьев, особенно берез, розетковидные блестящие коричневые слоевища, обычно несущие большое число апотециев. На камнях и скалах часто растет *пармелия темно-бурая* (P. fuliginosa) с тесным скоплением толстых изидий на поверхности слоевищ. Другая группа видов, носящая название Amphigymnia, имеет красивые широкие лопасти, окрашенные в желтый или сероватый цвет разных тонов. Из них весьма широко распространена *пармелия козлиная* (P. caperata), образующая на всевозможных субстратах, особенно на коре деревьев, большие желтовато-зеленые розетки. Широкая экологическая амплитуда характеризует и два светло-серых вида — *пармелию бороздчатую* (P. sulcata) и *пармелию скальную* (P. saxatilis). Первый вид растет на коре разных древесных пород и на древесине как в лесах, так и в населенных пунктах; второй, отличающийся от первого наличием изидий, растет на камнях и скалах, но нередко, особенно в Сибири и на Дальнем Востоке, поселяется и на коре деревьев.

Род *гипогимния* (Hypogymnia) очень близок к пармелиям, но все же его представители отличаются от них целым рядом морфологических и биохимических признаков, более всего полым внутри слоевищем с темной нижней корой. Сюда относится один из самых обыкновенных и всюду распространенных эпифитных лишайников — *гипогимния вздутая* (Hypogymnia physodes, табл. 42, *6*), серые, узколопастные слоевища которой обильно растут на всевозможных субстратах, особенно на стволах хвойных. Этот листоватый лишайник с характерными губовидными соралями на концах лопастей нередко покрывает стволы сплошным однотонным серым покровом. Вид содержит антибиотические вещества и считается перспективным для получения антибактериальных соединений.

Род *пармелиопсис* (Parmeliopsis) включает виды с узколопастными, прижатыми к субстрату слоевищами. На хвойных деревьях, особенно при основании стволов, и на древесине часто растет зеленовато-желтый *пармелиопсис сомнительный* (Parmeliopsis ambigua).

Род *менегация* (Menegazzia) содержит лишайники, которые отличаются от гипогимний округлыми или овальными отверстиями в слоевище и головчатыми соралями. В глухих лесах на коре деревьев местами растет характерный представитель этого рода *менегация продырявленная* (Menegazzia pertusa, табл. 52, *2*).

Род *цетрария* (Cetraria) объединяет формы с кустистыми слоевищами, образованными лентовидно-рассеченными лопастями, плоскими или свернутыми в трубки. В СССР установлено 44 вида этого рода, из которых самым известным и широко распространенным является *цетрария исландская* (Cetraria islandica, табл. 48, *5*) — кустистый коричневый лишайник высотой до 10 *см*, растущий большими куртинами на земле в сосновых лесах, верещатниках, тундрах и лесотундрах. Это лекарственное растение, используемое для приготовления растворов, применяемых при лечении болезней дыхательных путей. Местами дает большую биомассу (в северо-западных районах страны в борах до 6—7 *ц/га*), однако собирать этот лишайник следует осторожно, так как прирост его происходит медленно (по 1—2 *мм* в год) и многие местообитания уже истощены.

В горных тундрах растет красивая коричневая цетрария с расходящимися подобно рогам оленя долями лопастей — *цетрария Ричардсона* (C. richardsonii, табл. 47, *2*). Часть кустистых цетрарий окрашена в желтоватый цвет. Из них широко распространены, особенно в тундрах и лесотундрах, *цетрария снежная* (C. nivalis) и *цетрария клубочковая* (C. cucullata, табл. 48, *1*). Оба эти вида образуют кустистые слоевища, но у первого лопасти плоские, а у второго желобчато свернутые или трубчатые. Некоторые виды цетрарий содержат ядовитую вульпиновую кислоту. К ним относятся бореальная *цетрария сосновая* (C. pinastri) и арктическая *цетрария Тилезия* (C. tilesii).

Семейство уснеевые (Usneaceae)

Это большое семейство содержит много родов и около 1000 видов, занимающих существенное место в природе и ценных для человека. Их слоевище гетеромерное, кустистое или в виде бороды, свисающее, со всех сторон покрытое коровым слоем, прикрепляющееся гомфом или ризоидами. Апотеции леканорового типа. Споры одно-, двух- или многоклеточные, бесцветные или коричневые, по 1—8 в сумке.

Род *уснея* (Usnea) насчитывает около 600 видов, которые отличаются присутствием в центре слоевищных веточек прочного осевого цилиндра, образованного плотным сплетением гиф и имеющего механическое значение (рис. 296). Слоевище желтовато-зеленое, различной длины, нередко до 1—2 *м*. Все виды этого рода — эпифиты на коре и ветвях деревьев, реже встречаются на камнях, заборах, бревнах. Они широко распространены во многих зонах, но особенно их много в умеренной лесной зоне; большинство весьма чувствительно к загрязнению воздуха, поэтому их трудно найти в лесах, окружающих большие города, а некоторые виды вообще стали весьма редкими. В них в большом количестве содержится специфическая для лишайников усниновая кислота, обладающая сильными антибиотическими свойствами, из нее уже изготовлено несколько медицинских препаратов.

Характерный вид еловых лесов — *уснея длиннейшая* (Usnea longissima, табл. 49, *8*).

Род *алектория* (Alectoria) включает лишайники, которые по внешнему виду близки к уснеям — слоевище у них имеет вид низких кустиков или бород, свисающих с ветвей, но осевой цилиндр в нем отсутствует и заменен в центре рыхлой сердцевиной. В роде около 100 видов, многие из них эпифиты, другие растут на скалах и прочих субстратах.

В тундре широко распространена *алектория желто-белая* (Alectoria ochroleuca, табл. 49, *7*). Слоевище у нее имеет вид прямостоячих или распростертых кустиков, конечные веточки всегда синевато-черные. Она содержит в большом количестве усниновую кислоту (до 8%), ее особенно охотно поедают северные олени.

Род *эверния* (Evernia) объединяет виды, у которых кустистое слоевище, лопасти лентовидные, мягкие, дихотомически-ветвящиеся.

У *эвернии сливовой* (Evernia prunastri, табл. 49, *1*) лопасти дорсовентральные, снизу беловатые, сверху беловато-зеленые, по краям с серовато-белыми соралями. Этот вид обильно растет на коре деревьев, особенно лиственных. Он имеет большое народнохозяйственное значение: его используют в парфюмерной промышленности под названием «дубовый мох» при изготовлении многих духов и одеколонов — спиртовый экстракт из этого лишайника, или резиноид, служит фиксатором запаха.

Род *нейропогон* (Neuropogon) интересен географически: он распространен биполярно, т. е. встречается только в Арктике и Антарктике.

Один из обычных видов — *нейропогон пучковатый* (Neuropogon fasciatus, табл. 49, *6*)— имеет кустистое зеленовато-желтое слоевище с верхушками веточек, окрашенными в черноватый цвет. Большие апотеции также черноватые. Растет на камнях в самых суровых полярных условиях.

Семейство телошистовые (Teloschistaceae)

Это большая группа, содержащая ряд родов с широко распространенными видами. Слоевище у них накипное, листоватое или кустистое, обычно желтое или оранжевое, окрашивающееся от едкого кали в фиолетовый цвет. Апотеции леканорового или лецидеевого типа. Сумки с 8 спорами, споры бесцветные, биполярные, реже одно- или двухклеточные. Фикобионт — зеленая водоросль требуксия.

Род *калоплака* (Caloplaca) насчитывает около 450 видов, слоевище у которых накипное, в виде зернистой корочки, или в центре корковидное, а по периферии лопастное, преимущественно желтовато-оранжевое, яркое, прикрепляющееся к субстрату сердцевинными гифами. Апотеции леканорового типа. В сумке обычно по 8 биполярных или одноклеточных спор. Растут на различных субстратах — скалах, деревьях, древесине, мхах.

Калоплака оранжевая (Caloplaca aurantiaca) обычна на коре деревьев, особенно лиственных. У нее лимонно-желтое бугорчатое слоевище, несущее оранжево-желтые апотеции. *Калоплака пустынная* (C. desertorum) образует на солонцеватых почвах в степях и полупустынях маленькие грязновато-желтые подушечки, на которых видны мелкие (диаметром 0,5—1 *мм*) оранжево-желтые апотеции. *Калоплака настенная* (C. murorum)— обычный вид на камнях, кирпичных стенах и черепицах крыш. Слоевище у нее розетковидное, по периферии с радиально расположенными лопастями, концы которых часто покрыты беловатым налетом, а в центре с многочисленными апотециями.

Род *телошистес* (Teloschistes) включает виды, которые имеют кустовидно-разветвленное слоевище с округлыми или сплюснутыми лопастями. Коровой слой образован параллельно расположенными гифами, сердцевинный слой рыхлый, отчасти полый. Апотеции леканорового типа, расположены на концах лопастей, край апотециев с ресничками (цилиями). Среди видов этого рода много редких. *Телошистес жел-*

теющий (Teloschistes flavicans) распространен в океанических областях, *телошистес ямчатый* (T. lacunosus)— в пустынях и полупустынях.

Род *ксантория* (Xanthoria) объединяет формы с листоватым оранжево-желтым слоевищем, покрытым со всех сторон коровым слоем.

К этому роду принадлежит один из самых обычных лишайников — *ксантория настенная* (Xanthoria parietina, табл. 42, 7), встречающаяся на различных субстратах (коре деревьев, древесине, скалах, камнях и пр.) на всех континентах. Ее оранжево-желтые розетки, обычно с большим количеством более темных апотециев, хорошо заметны, они часто покрывают стволы деревьев у дороги, в парках, приморские скалы и пр. Это нитрофильный лишайник, весьма выносливый к загрязненности воздуха, поэтому может встречаться и в городах.

Семейство фисциевые (Physciaceae)

Семейство объединяет ряд крупных родов, содержащих в целом более 1000 видов. Слоевища у этих лишайников накипные, листоватые или кустистые. Апотеции леканорового или лецидеевого типа. В сумках по 8 коричневых, обычно двухклеточных тонкостенных спор.

Род *буеллия* (Buellia) — самый крупный в семействе, содержит около 600 видов. Слоевище у них в виде однородной корочки, чешуйчатое или по периферии лопастное. Апотеции черные, лецидеевые.

На гладкой коре лиственных пород обычна *буеллия дисковидная* (Buellia disciformis), она имеет светлое, зеленоватое слоевище, окаймленное черным подслоевищем и несущее многочисленные черные апотеции.

Род *ринодина* (Rinodina) также крупный, в нем 200 видов, которые отличаются от буеллии строением апотециев: они леканорового типа. Слоевище имеет вид однородной корочки, иногда по периферии лопастное. Апотеции темные, сидячие, изредка погруженные в слоевище.

В горах на кварцевых породах часто встречается *ринодина горная* (Rinodina oreina); у нее бледное зеленовато-желтое розетковидное, плотно приросшее к субстрату слоевище, имеющее по периферии лучисто расположенные узкие лопасти, в центре много апотециев, часто черноватых.

Род *фисция* (Physcia) содержит широко распространенные листоватые лишайники (170 видов), растущие на стволах деревьев, древесине, мхах, скалах и камнях, реже на земле. Многие из них довольно выносливы к загрязненности воздуха и встречаются в городах (в парках, на кладбищах и пр.). Слоевище у фисций листоватое, нередко образующее правильные округлые розетки, сверху с параплектенхимным коровым слоем, снизу с параллельно расположенными гифами. Эти лишайники прикрепляются к субстрату густыми ризоидами. Апотеции леканорового типа. Споры темные, двух- —четырехклеточные.

Обычный вид на придорожных деревьях, в парках и т. д.— *фисция припудренная* (Physcia pulverulenta). У нее правильное розетковидное слоевище диаметром до 15 *см*, сверху оливково-коричневое, очень часто покрытое сизоватым налетом, снизу темное, с черными ризоидами. Апотеции большие (диаметром до 5 *мм*), с темно-коричневым диском, который нередко покрыт светлым налетом. К этому виду близка *фисция моховая* (Ph. muscigena), встречающаяся в тундрах и высокогорьях на мшистых почвах. У нее также коричневое слоевище с налетом, но апотеции встречаются очень редко; лопасти в центре имеют приподнимающиеся края и расположены черепитчато. Обычной на камнях от тундр до пустынь является *фисция голубовато-серая* (Ph. caesia). У нее розетковидное голубовато-серое слоевище; лопасти узкие (шириной до 1 *мм*), многоперисто разветвленные, всегда с головчатыми свинцово-серыми соралями.

Род *анаптихия* (Anaptychia) довольно близок к предыдущему, но его представители имеют хороший отличительный признак — волокнистый коровой слой, состоящий из гиф, расположенных параллельно поверхности слоевища, а не параплектенхимный, как у фисций. Слоевище в виде листовидных розеток или низких кустиков.

Самый обычный вид — *анаптихия реснитчатая* (Anaptychia ciliaris) со слоевищем в форме лежащих или слегка приподнимающихся от субстрата кустиков пепельно- или коричневато-серого цвета с линейными (шириной 1—5 *мм*), завернутыми вниз краями лопастей, усаженными длинными темными фибриллами. Апотеции образуются часто, довольно крупные (диаметром до 8 *мм*).

Встречается в парках, на придорожных деревьях, в светлых лиственных лесах на коре деревьев, реже на скалах и древесине.

КЛАСС БАЗИДИАЛЬНЫЕ ЛИШАЙНИКИ (BASIDIOLICHENES)

Группа базидиальных лишайников невелика, она содержит всего лишь около 20 видов. Слоевище у этих лишайников образуется из базидиальных грибов, относящихся к двум порядкам — *афиллофоровым* (Aphyllophorales) и *агариковым* (Agaricales)— и из некоторых зеленых и сине-зеленых водорослей. Долгое время бази-

диальные лишайники были известны только в тропиках, но не так давно они найдены в умеренной зоне и даже в Субарктике.

Базидиальные лишайники отличаются от сумчатых целым рядом особенностей. Во-первых, плодовые тела у них кратковременные, часто одногодичные, в то время как у сумчатых они существуют долго — десятки и сотни лет. Во-вторых, симбиоз у базидиальных грибов и водорослей не привел к образованию особых жизненных форм, к морфогенетическому обособлению. Базидиальные лишайники имеют такую же внешнюю форму, как соответствующие свободноживущие грибы — афиллофоровые или агариковые. Следовательно, представители этого класса являются не настоящими лишайниками, а полулишайниками. В-третьих, в базидиальных лишайниках не обнаружены специфические лишайниковые вещества, столь характерные для многих групп сумчатых лишайников.

У афиллофоровых базидиальных лишайников можно наблюдать несколько ступеней образования первичных лишайниковых слоевищ. У самых простых, например у *одонции двухцветной* (Odontia bicolor) из семейства *кортициевых* (Corticiaceae), слоевище имеет вид тонкой белой или желтой корочки, между гифами которой разбросаны клетки водоросли коккомиксы, причем гриб не паразитирует на водоросли. У *ателии эпифилльной* (Athelia epiphylla), образующей на стволах деревьев круглые слоевища, гриб уже паразитирует на водоросли протококкус, т. е. образует гаустории, проникающие в ее клетки. Наконец у наиболее развитых базидиальных лишайников водоросли образуют в грибе постоянные и закономерно расположенные внутрислоевищные слои, в которые гифы проникают своими гаусториями, хотя и у этих лишайников гриб по форме остается типичным базидиальным грибом.

В тропиках самым распространенным видом базидиальных кортициевых лишайников является *кора павонская* (Cora pavonia), которая в системе грибов носит название *диктионемы горной* (Dictyonema montanum). Она растет в виде довольно больших (до 10 *см* в диаметре) светло-серых пластинок, несущих на нижней стороне гимениальный слой. В центре слоевища расположен слой водорослей, который, однако, иногда отсутствует, и тогда мы имеем дело с настоящим грибом (рис. 303, *1*).

Среди афиллофоровых базидиальных грибов в семействе *рогатиковых* (Clavariaceae) также имеется ряд видов, которые, сохраняя свой типичный грибной облик, оказываются содержащими водоросли. Сюда относится, например, *мультиклавула заплесневелая* (Multiclavula mucida), имеющая низкие булавовидные плодовые тела, вырастающие из прикрепленной к гнилой древесине грибо-водорослевой пленки, фикобионтом которой является зеленая водоросль коккомикса.

Из пластинчатых грибов (порядок Agaricales), у которых в слоевище имеется слой водорослей, можно назвать, например, *корисциум зеленый* (Coriscium viride), в системе грибов он носит название Omphalina luteolilacina. У него между псевдопаренхиматическими коровыми слоями из гиф находится довольно толстая прослойка из водоросли коккомикса (рис. 303, *2*, *3*).

Систематика базидиальных лишайников еще слабо разработана. В последнее время исследователи находят все новые грибы, которые постоянно или временами состоят в симбиозе с водорослями. В большинстве случаев эти находки указывают на факультативность и эволюционную молодость таких симбиотических отношений.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ И ИХ МЕСТО В СИСТЕМЕ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

В науке еще очень мало достоверных фактических данных о том, как и когда возникли лишайники. Многие высказывания по этой проблеме носят сугубо гипотетический характер. Причина такого положения проста — у нас почти совсем нет данных по ископаемым лишайникам. Те немногочисленные находки, которые имеются, не позволяют делать общих выводов о возрасте и путях становления лишайников.

Самые древние единичные находки ископаемых лишайников относятся к мезозою, немного больше их из кайнозоя. Эти находки свидетельствуют, что к тому времени (более 200 млн. лет назад) лишайники уже были высокоразвитыми организмами, листоватыми и кустистыми формами. Когда появились первые примитивные лишайники, неизвестно. Если мы скажем, что они могли существовать уже в начале палеозоя (примерно 500 млн. лет назад), то это будет лишь гипотетическое предположение. Необходимо учесть, что лишайники могли возникнуть лишь тогда, когда в процессе эволюции появились большие группы водорослей и грибов, и при этом в виде крупных, экологически дифференцированных популяций. Эти популяции образовали примитивные смешанные группировки — микробиоценозы, в которых между членами (ценобионтами) были разнородные взаимовлияния. Очевидно, в этих микробиоценозах, состоящих главным образом из одноклеточных простых организмов, возникли первые рыхлые скопления водорослей и грибов, первые примитивные (вначале, можно полагать, непостоянные) лишайники. Они не имели еще определенной формы, взаимовлияние гриба и водоросли лишь в дальнейшем развитии привело к определенному формообразованию, возникновению специфических лишайниковых жизненных форм. Гриб мог вступить в контакт с водорослью в том случае, когда для него не оказалось в субстрате достаточного количества питательных веществ, — он стал паразитировать на водорослях. Этот паразитизм вначале был разрушительным, но быстрое и непрерывное деление водорослевых клеток сохраняло их популяцию, в то же время у них вырабатывалось сопротивление грибу, и наконец они стали получать определенную выгоду от такого сожительства. Простой однобокий паразитизм не мог обеспечить дальнейшего развития и усовершенствования водорослево-грибного соединения. Должны были возобладать мутуалистические, взаимовыгодные отношения и такие биотипы водорослей, которые не только приобрели определенную устойчивость и выносливость в отношении паразитизма гриба, но и стали извлекать из объединенной жизни определенную пользу. Тогда и возникли симбиотические отношения между фико- и микобионтом лишайникового слоевища.

Почему возникли постоянные водорослево-грибные скопления — нерешенный вопрос. Ученые называют ряд возможных причин. Одной из них мог быть «голод» гриба. В условиях недостатка питательных веществ грибы (в первую очередь сумчатые) нашли себе в лице водорослей гибкого партнера, способного обеспечивать их необходимыми органическими ве-

ществами. Соединение гриба и водоросли могла стимулировать и сухость местообитания. Имеются наблюдения, что в сухих и недостаточно обеспеченных питательными веществами условиях грибные гифы охватывают различные округлые предметы, последними в определенных условиях могли быть и водорослевые клетки.

Из аморфных водорослево-грибных скоплений со временем стали развиваться определенные жизненные формы лишайников, начался активный формообразовательный процесс. Из временных рыхлых и примитивных скоплений стали вырабатываться более постоянные типы слоевища с определенной формой — корковые, чешуйчатые, листоватые, кустистые и пр. Специальные эффективные способы вегетативного размножения (при помощи соредий, изидий, фрагментов слоевища и др.) обеспечивали лишайникам быстрое расселение и завоевание все новых субстратов и местообитаний. Биологические преимущества лишайников, обусловленные их двойственным характером,— нетребовательность к содержанию питательных веществ в субстрате, большая продолжительность существования и т. д.—позволяют им расти в таких экстремальных условиях, где другие организмы существовать не могут. Для конкурентослабых лишайников это единственная возможность сохраниться в суровой борьбе за существование.

Удивительное комплексное сожительство грибов и водорослей в одном организме оказалось весьма эффективным в процессе эволюции. На это указывает бурный видообразовательный процесс у лишайников. Как уже было сказано, к настоящему времени описано до 26 000 видов лишайников, а в действительности их число может достигать 40 000. Если учесть, что свободноживущих грибов известно примерно 60 000 видов, а водорослей—40 000 видов, то становится очевидным, что лишайники образуют большую группу организмов. Какое же место занимают они в системе растительного мира?

В большинстве систем растительного мира лишайники считались самостоятельным и единым отделом (Divisio, Phylum) или классом. Ввиду того что по массе в слоевище лишайника преобладает гриб и он же образует плодовые тела, выделение классификационных единиц у лишайников производят главным образом по признакам микобионта, его плодового тела. Это дало начало распространяющемуся в последнее время взгляду на лишайники как на грибы, точнее лихенизированные грибы. Согласно этой теории, лишайники возникли полифилетически из различных классов и отрядов грибов, которые от гетеротрофного типа питания перешли к использованию водорослей как автотрофов для обеспечения своих потребностей в питательных веществах. По мнению сторонников этой теории, грибы следует классифицировать в единой системе независимо от того, образуют ли они симбиотические сожительства с какими-нибудь другими организмами или нет. Такое утверждение подкрепляется фактами существования симбиотических отношений между другими группами организмов, которые не объединяются в особые таксономические единицы. Если принять это, то лишайники должны быть рассредоточены в системе грибов и теряют свою обособленность как самостоятельная группа.

Но продолжают развиваться и другие взгляды. Часть исследователей подчеркивает, что лишайники обладают целым рядом признаков, свидетельствующих об особом, высокоразвитом типе симбиоза, можно сказать «сверхсимбиозе». Симбиоз у лишайников характеризуется исторической выработанностью и морфогенезом, что привело к возникновению специфических жизненных форм, типов строения, не встречающихся в отдельности ни у грибов, ни у водорослей. Лишайники обладают целым рядом особых биологических свойств, не присущих другим группам организмов. Это их способы размножения при помощи соредий и изидий, своеобразие метаболизма, образование специфических лишайниковых веществ, в синтезе которых принимают участие оба биокомпонента лишайникового слоевища, и т. д.

Мало того, до последнего времени считалось, что микобионт лишайника высокоспециализирован к жизни в соединении с водорослью, а последняя более автономна и способна расти вне лишайникового слоевища в различных экологических нишах. Теперь выяснилось, что, во всяком случае, самый главный тип фикобионта — водоросль требуксия (Trebouxia), входящая в 7—12 тыс. видов лишайников, вне лишайника в свободноживущем состоянии не встречается, т. е. является специализированным компонентом лишайников. Из этого следует вывод о высоком биологическом единстве больших групп лишайников, содержащих эту водоросль. Не исключено также, что в будущем, особенно с применением электронного и сканирующего микроскопов, будет обнаружено, что и другие роды фикобионта отличаются от соответствующих свободноживущих водорослей. Тем самым проблема положения лишайников в системе организмов приобретает некоторые новые черты. Очевидно, следует больше учитывать качественные признаки, выработавшиеся в результате длительного эволюционного процесса, отличающие лишайники как биологически целостные организмы от грибов. На этой основе лишайники могут рассматриваться как специальный отдел (Divisio Lichenomycota), как биологически единая группа растительного мира со своими высшими классификационными единицами.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

Экономическое значение лишайников в жизни человека велико. Во-первых, это важнейшие кормовые растения. Лишайники служат основным кормом для северных оленей — животных, играющих большую роль в жизни народов Крайнего Севера.

Основу корма северных оленей составляет так называемый олений мох или ягель. Ягелем обычно называют 3 вида кустистых лишайников: кладонию альпийскую (Cladonia alpestris, табл. 48, *6*), кладонию лесную (C. sylvatica) и кладонию оленью (C. rangiferina). Однако олени охотно поедают и многие другие лишайники (другие виды Cladonia, Cetraria islandica, C. cucullata, C. nivalis, Alectoria ochroleuca и т. д.). Всего олени используют в пищу до 50 видов лишайников, которые составляют $^2/_3$ от общего количества корма, потребляемого ими на пастбищах. Олени одинаково охотно поедают лишайники и зимой и летом. Но если летом для них не менее важным кормом служат различные травы, листья полярной березы и ивы, а также ягоды и грибы, то зимой лишайники — почти единственный источник пищи для этих животных. Олени выкапывают лишайники из-под снега, а когда снежный покров бывает слишком глубок, скусывают лишайники, растущие на скалах, на стволах и ветвях деревьев, особенно повисающие кустистые лишайники (уснея, алектория, эверния и др.). Кормовая ценность лишайников определяется высоким содержанием углеводов, которые хорошо перевариваются и усваиваются оленями. Однако малое количество витаминов и недостаток зольных и белковых веществ делают лишайниковый корм неполноценным. Кроме того, олени плохо усваивают азотистые соединения, входящие в состав лишайников. Поэтому зимой северные олени, питающиеся в это время года преимущественно лишайниками, обычно сильно худеют, их кости становятся хрупкими, а жировые ткани размягчаются. Все это является результатом авитаминоза, а также азотистого и зольного голодания. Летом, когда рацион оленей пополняется различными травами и листьями кустарников, они быстро откармливаются и толстеют. Однако даже летом недостаток лишайников на летних пастбищах приводит к развитию у животных поноса, особенно у молодняка.

Лишайники служат кормом не только для домашнего северного оленя, но и для диких копытных животных — марала, кабарги, косули, лося. По многочисленным свидетельствам охотников Алтая, в голодное время конца зимы — начала весны эпифитные лишайники могут быть одним из основных кормов марала. Алтайские охотники даже называют уснеи «маральим сеном». Было замечено, что маралы и лоси нередко зимой тщательно объедают лишайники с древесных стволов, с сухих и опавших веток. Эпифитные лишайники поедают и другие животные, например белки, полевки и др.

В северных странах некоторые лишайники, особенно цетрарию исландскую (Cetraria islandica), широко использовали как дополнительный корм для домашнего скота. Этот лишайник употребляли и как дополнительный продукт при выпечке хлеба, особенно в Исландии. Человек использует в пищу другие лишайники. Например, в Японии одним из деликатесов является листоватый лишайник умбиликария съедобная (Umbilicaria esculenta, рис. 333).

Другая область практического применения лишайников — медицина. Первые сведения об использовании лишайников как лекарственных растений относятся к глубокой древности. Еще древние египтяне за 2000 лет до н. э. употребляли их для медицинских целей. Немало лекарств, изготовленных из лишайников, имела в своем арсенале средневековая медицина. Однако в то время приготовление этих лекарственных препаратов было основано не на знании химических особенностей лишайников, а скорее на мистических представлениях и предрассудках. Уже с V в. н. э. в мировоззрении людей отчетливо сформировалась идея «символов», согласно которой провидение якобы дало растениям форму, указывающую людям, как нужно эти растения использовать. Лекари тех времен пытались найти связь между внешним видом растения и отдельными органами и частями тела человека: существовало представление, что растение может исцелить заболевания того органа, строение которого оно напоминает своим внешним видом. Так, например, лобарию легочную (Lobaria pulmonaria, табл. 47, *1*), внешне чем-то напоминающую строение человеческого легкого, использовали при лечении воспаления легких; уснею (табл. 49, *8*), бородатое слоевище которой имеет некоторое сходство с волосами, применяли при лечении заболеваний волос; желто-оранжевая ксантория (Xanthoria parietina) благодаря своей окраске «излечивала» желтуху. В средние века лишайнику пельтигера собачья (Peltigera canina, табл. 49, *3*) приписывали свойство излечивать бешенство, отсюда происходит и его своеобразное название. До наших дней сохранился один из рецептов, который прописывал известный в Англии в XVIII в. врач Ричард Мид для излечения бешенства: «Пустить пациенту на руке крови девять унций. Взять растения, называемого по-латыни Lichen cinereus terrestris (Peltigera canina. — *Прим. автора*), а по-английски—пепельно-серый печеночный мох, очищенного, высушенного и превращенного в порошок, пол-унции и две драхмы черного перца в порошке, хорошенько смешать и разделить порошок на четыре дозы, которые по одной принимаются каждое утро натощак в течение четырех дней в полпинте теплого коровьего молока. После приема этих четырех доз пациент должен принять холодную ванну и купаться в холодном ручье или реке каждое утро натощак в течение месяца. Он должен быть весь покрыт водой (голова под водой), но оставаться в ней не дольше полминуты, если вода очень холодная».

Без сомнения, нередко в подобном лечении с помощью лишайников было много абсурдного. Но во многих случаях лишайники, благодаря особенностям своей химической природы, оказывали на больного и положительное действие—как стимуляторы, поднимающие тонус организма, или как антибиотики. Так постепенно накапливался опыт в применении лишайников как лекарственных растений. Уже в XVIII в. их использовали в медицине на более научной основе, с учетом опытных данных; лишайники были внесены в списки лекарственных растений в официальные фармакопеи многих стран. Так, в 1749 г. известный шведский ботаник К. Линней упоминал о семи лекарственных лишайниках (Lichen saxatilis, L. islandicus, L. pulmonarius, L. aphthosus, L. caninus, L. plicatus, L. cocciferus). Из первого лишайника (современное его название Parmelia saxatilis) в то время делали тампоны для остановки кровотечения из носа, из последнего (современное название Cladonia coccifera) готовили средство против кашля у детей.

В XIX в. список лекарственных растений пополнился новыми видами лишайников. В одном из обширных обзоров полезных и ядовитых растений земного шара, изданном в 1862 г., рекомендуется для применения в медицине 32 вида лишайников. Особенно высоко в то время ценили цетрарию исландскую (Cetraria islandica). Так, в одной из полных сводок о практическом использовании лишайников, опубликованной в начале XIX в., о цетрарии исландской сообщалось: «Этот лишайник и теперь находится среди самых выдающихся лекарств. Как питающей силой, так укрепляющей и замечательной антисептической силой он выдается. Опыты это утверждают давно. Своею горечью он укрепляет, слизью же питает, и отвар этого лишайника предлагается при чахотке, при внутренних болезнях и при поносе. Очень рекомендуется при застарелом катаре, кровохарканий, чахотке и многих других легочных болезнях». Как показали современные исследования химического состава слоевища этого лишайника, цетрария исландская содержит до 70—80% углеводов, главным образом «лишайникового крахмала»—лихенина и изолихенина, а также сахара (глюкозу и галактозу), 0,5—3% белков, 1—2% жиров, 1% воска, около 3% камеди, около 3% пигментов и от 3 до 5% лишайниковых кислот (протолихестериновой, лихестериновой, фумарпротоцетраровой и некоторых других). Именно кислоты придают лишайнику горький вкус и обусловливают его тонизирующее и антибиотическое свойства. Современными исследованиями было показано, что, например, протолихестериновая и лихестериновая кислоты проявляют высокую антимикробную активность в отношении стафилококков, стрептококков и некоторых других микроорганизмов. Благодаря этим особенностям цетрарию исландскую применяют как

лечебное средство и в современной медицине. Ее широко используют как испытанное народное средство, например, в Швеции. Из этого лишайника готовят отвары для лечения катаров и простуды, студни против поносов, употребляют его также как горечь с терапевтическими целями. Как народное средство цетрарию исландскую применяют и при лечении туберкулеза.

В конце XIX — начале XX в. в связи со значительным развитием научной медицины врачи стали все реже обращаться к народным средствам, забвению были преданы многие лекарственные растения, в том числе лишайники. В тот период в перечни лекарственных растений лишайники либо вовсе не включали, либо указывали лишь одну цетрарию исландскую. Однако в начале XX в. интенсивное изучение химических веществ, продуцируемых лишайниками, заставило ученых вновь обратить внимание на эти растения. Открытие в слоевищах лишайников огромного количества специфичных для них химических веществ, так называемых лишайниковых кислот, повлекло за собой изучение их антибиотических свойств. Этому способствовало также открытие в 40-х годах нашего столетия антимикробных свойств у некоторых грибов и водорослей. Вслед за этим начались интенсивные поиски новых источников антибиотиков среди низших растений, в том числе среди лишайников. В 40—50-е годы почти одновременно и независимо друг от друга в разных странах — в Швейцарии, Финляндии, США, Японии, Испании, Италии и в Советском Союзе — развернулись исследования по изучению антимикробных свойств лишайников. В 1944 г. американскими учеными Беркхольдером, Эвенсом и некоторыми другими впервые были испытаны 42 вида лишайников на наличие у них антимикробных свойств против бактерий Staphylococcus aureus, Escherichia coli и Bacillus subtilis. С этой целью свежесобранные лишайники тщательно измельчали и заливали фосфорно-буферным водным раствором. Оказалось, что эти водные экстракты с лишайниками подавляют и задерживают рост культур вышеуказанных бактерий. Причем различные виды лишайников действовали на культуры бактерий неодинаково. Одни лишайники подавляли рост стафилококков, другие оказывали бактериостатическое влияние как на стафилококки, так и на бактерии бациллюс, третьи — только на бациллюс и т. д. Это привело ученых к мысли, что, по всей вероятности, лишайники содержат ряд антимикробных веществ, обладающих избирательными свойствами в отношении различных микроорганизмов, и что исследователи имеют дело не с одним антибиотиком, а с целой группой их. Это побудило ученых перейти к изучению антибактериальных свойств отдельных веществ, содержащихся в лишайниках. Исследования проводили на представителях рода кладония, и оказалось, что слоевища 35 различных видов этих лишайников, проявляющие антимикробные свойства, содержали различные лишайниковые вещества: уcниновую, фумарпроцетраровую, скваматовую, барбатовую и другие кислоты. В большинстве изученных кладоний была обнаружена усниновая кислота. Испытание антибиотических свойств этой кислоты показало, что она весьма активна против Bacillus subtilis.

Вслед за американскими учеными изучение антибиотической активности лишайников было проведено и в других странах. Из всех лишайниковых веществ особенно выделялась своими антибиотическими свойствами усниновая кислота, которая, как было установлено, образуется по крайней мере в 70 лишайниках и в значительной степени обусловливает антимикробные свойства многих из них. И уже в 1947 г. немецкими учеными был получен первый антибиотический препарат из лишайников под названием «Эвозин». Этот препарат представляет собой смесь эверниевой и усниновой кислот и некоторых других веществ. Получают его главным образом из лишайника эвернии сливовой (Evernia prunastri, табл. 49, *1*). Препарат «Эвозин» обладает широким антимикробным спектром, преимущественно против стафилококков и стрептококков, его используют при местном лечении таких кожных заболеваний, как сикоз, фурункулез, волчанка, а также при болезнях кожи, вызванных развитием патогенного грибка Trichophyta. Кроме того, его применяют и при лечении мастита крупного рогатого скота. Позднее, в 1952 г., немецкими учеными был получен еще один антибиотический препарат из лишайников—«Эвозин-2», или парамицин, который с успехом можно применять для лечения открытой формы туберкулеза легких человека. В состав «Эвозина-2» входят такие лишайниковые вещества, как атранорин, физодовая, капературовая и усниновая кислоты. Сырьем для его получения являются широко распространенные лишайники гипогимния (Hypogymnia physodes, табл. 42, *6*) и пармелия (Parmelia caperata, табл. 47, *3*). В эти же годы (1948—1954) испанские ученые также получили новый лечебный препарат из лишайников—уснимицин. Это комбинированный препарат, состоящий из смеси усниновой кислоты со стрептомицином, его используют при лечении туберкулеза и некоторых кожных заболеваний. Ценность уснимицина в том, что он оказывает антибактериальное действие на штаммы туберкулезных палочек, устойчивые к стрептомици-

ну. В 1954 г. в Японии получили антибиотический препарат из лишайников под названием «Уснин», который с успехом можно применять против актиномикоза и других кожных заболеваний. В Финляндии врачи-дерматологи использовали усниновую кислоту в форме мазей против волчанки.

В нашей стране в конце 40-х годов также было начато изучение антибиотических свойств лишайников. В результате этих исследований в Ботаническом институте АН СССР в Ленинграде был получен новый медицинский препарат — натриевая соль усниновой кислоты, или «Бинан». Основой для получения препарата явилась усниновая кислота. Исходным сырьем для приготовления препарата могут служить различные лишайники, содержащие в слоевищах усниновую кислоту,—виды кладоний, усней, алекторий, эверний, пармелий и др. Исследование антимикробных свойств препарата показало, что он активен против грамположительной бактериальной флоры — золотистого стафилококка, различных стрептококков, пневмококков, анаэробов и туберкулезной палочки. Препарат представляет собой эффективное наружное антимикробное средство для лечения нагноительных процессов в раневых поверхностях. В настоящее время это лекарство широко продается в аптеках в нескольких формах: в водно-спиртовых новокаиновых растворах, в касторовом масле с анестезином, в пихтовом бальзаме и в виде порошка. Препарат «Бинан» нашел применение в хирургической практике при лечении свежих посттравматических и послеоперационных раневых поверхностей, при лечении варикозных и трофических язв, острого гнойного воспалительного процесса мягких тканей, травматических остеомиелитов, при пластических операциях, при лечении ожогов II и III степени. Его применяют также в гинекологии.

Лишайниковые вещества обладают и другими интересными с медицинской точки зрения свойствами. Например, известно антиопухолевое действие полипоровой кислоты и кардиотоническая активность пульвинового дилактона. Кроме того, как показали экспериментальные исследования, лишайниковые вещества могут найти себе применение и в фитопатологии. Так, было обнаружено, что усниновая кислота активна против заболеваний томатов (Corynebacterium michiganensis); вульпиновая, физодовая, салациновая и усниновая кислоты — против грибов, разрушающих древесину, а экстракты из лишайников, содержащие леканоровую, псоромовую и усниновую кислоты, проявляют активность против вирусного заболевания «табачной мозаики».

Лишайники широко используют и как сырье для парфюмерной промышленности. Издавна было известно, что некоторые из них (Evernia prunastri, Pseudevernia furfuracea, Lobaria pulmonaria и виды рода Ramalina) содержат ароматические вещества, эфирные масла. В древности в Египте и позднее, в XV—XVIII вв., из сухих лишайников получали порошки, которые употребляли затем для изготовления пудр, в частности пудр для париков. В настоящее время в парфюмерии используют экстракты этих лишайников.

Наибольшее значение как сырье для парфюмерной промышленности приобрела эверния сливовая (Evernia prunastri), известная на мировом рынке под названием Mousse dechêne— «дубовый мох» (табл. 49, *1*). Из этого лишайника получают резиноид — концентрированный спиртовой экстракт, имеющий вид густой жидкости темного цвета. Резиноид — ароматическое вещество, его используют на парфюмерных фабриках в качестве ароматического начала для некоторых сортов духов. Кроме того, он обладает свойством фиксатора запаха, и парфюмеры в ряде случаев используют его для придачи стойкости духам. Резиноид входит в состав целого ряда духов и одеколонов. Так, в нашей стране на его основе созданы такие духи, как «Бахчисарайский фонтан», «Кристалл», «Кармен», «Подарочные», «Чайка», «Восток» и др., а также одеколоны «Шипр», «Новый» и некоторые другие. Резиноид используют и в других косметических изделиях — в кремах, пудрах, мылах, сухих духах.

Химическая природа ароматического начала лишайников еще недостаточно ясна. Многие считают, что важнейшие составные части резиноида «дубового мха»— эверниевая кислота и ее эфиры — являются носителями запаха. Химические исследования резиноида показывают, что это очень сложное по своему составу вещество. Оно включает смолы, пигменты (главным образом хлорофилл), углеводы, лишайниковые кислоты (усниновая, атранорин, эверниевая и эверниновая, а также их эфиры), воска и некоторые другие вещества.

Со времен глубокой древности лишайники служили сырьем для получения красителей. Эти красители использовали для окраски шерсти и шелка. Основной цвет красителей, получаемых из лишайниковых веществ, темно-синий. Но добавка уксусной кислоты, квасцов и т. д. дает пурпурные, красные и желтые тона. Существенно, что краски из лишайников обладают особенно теплыми и глубокими тонами, хотя они и нестойки по отношению к свету. В настоящее время краски получают главным образом синтетическим путем, но до сих пор в Шотландии в текстильной промышленности некоторые определенные виды твидов окрашивают только красителями, добытыми из лишайников.

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ*

А

Б

В

Г

З

И

К

* Жирным шрифтом отмечены номера страниц с иллюстрациями.

Л

М

Н

О

П

Р

С

Т

У

Ф

Х

Ц

Э

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ

А

Б

В

Г

М

Н

О

П

Р

С

Т

У

Ф

Х

Ц

Ч

Ш

Э

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

D

E

F

G

R

S

СОДЕРЖАНИЕ

ВОДОРОСЛИ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОРОСЛЕЙ

ВОДОРОСЛИ И СРЕДА

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ВОДОРОСЛЕЙ

ИБ 1164

ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

в шести томах

том
3

Редактор М. В. КУЛИКОВА

Оформление художника
И. С. НОВОХАЦКОЙ

Цветные иллюстрации
В. С. ЮДИНА,
А. В. КОНДРАТЬЕВА

Художественный редактор
В. Г. ЕЖКОВ

Технический редактор
М. Д. КОЗЛОВСКАЯ

Корректоры
Е. А. БЛИНОВА,
Н. И. НОВИКОВА

Составитель указателя
В. П. ПРОХОРОВ

Ответственная за выпуск
Н. Н. ФЕДОРОВА

Сдано в набор 22/VI 1976 г. Подписано к печати 1/II 1977 г. $84\times108^{1}/_{16}$. Бумага тип. № 1. Печ. л. 30,5 + вкл. 3,5 + форзац 0,25. Условн. л. 51,24 + вкл. 5,88 + форзац 0,42. Уч.-изд. л. 57,52 + вкл. 6,36 + форзац 0,80. Тираж 300 тыс. экз. Заказ 300.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Просвещение» Государственного комитета Совета Министров РСФСР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Ордена Трудового Красного Знамени Московская типография № 2 Союзполиграфпрома при Государственном комитете Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, И-85, проспект Мира, 105.

Цена 4 р. 07 к.

Вклейки, суперобложка, форзац отпечатаны на ордена Трудового Красного Знамени Калининском полиграфическом комбинате Союзполиграфпрома при Государственном Комитете Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли, г. Калинин, пр. Ленина, 5.

Ж71 **Жизнь** растений. В 6-ти т. Гл. ред. чл.-кор. АН СССР, проф. Ал. А. Федоров. Т. 3. Водоросли. Лишайники. Под ред. проф. М. М. Голлербаха. М., «Просвещение», 1977.

487 с. с ил.; 28 л. ил.

Третий том дает читателю обширнейшие сведения о водорослях и лишайниках. Водоросли—одна из самых древних групп растений. Их основным местом обитания является водная среда. Размеры, окраска, особенности строения водорослей чрезвычайно разнообразны — от микроскопических одноклеточных диатомей до гигантских бурых водорослей, мощные слоевища которых достигают иногда 60—80 метров длины. Значительное количество водорослей может существовать и вне воды: в верхних слоях почвы, на стволах деревьев, на скалах и даже на снегу. Известны водоросли, живущие внутри других живых организмов. Лишайники показывают пример удивительного приспособления живых организмов к условиям существования. Они состоят из двух компонентов: грибов и водорослей, которые сплетены между собой так тесно, что превратились в единый организм со своеобразной структурой и особым обменом веществ.

Ж $\frac{60501-382}{103(03)-77}$ Подп. изд. 58

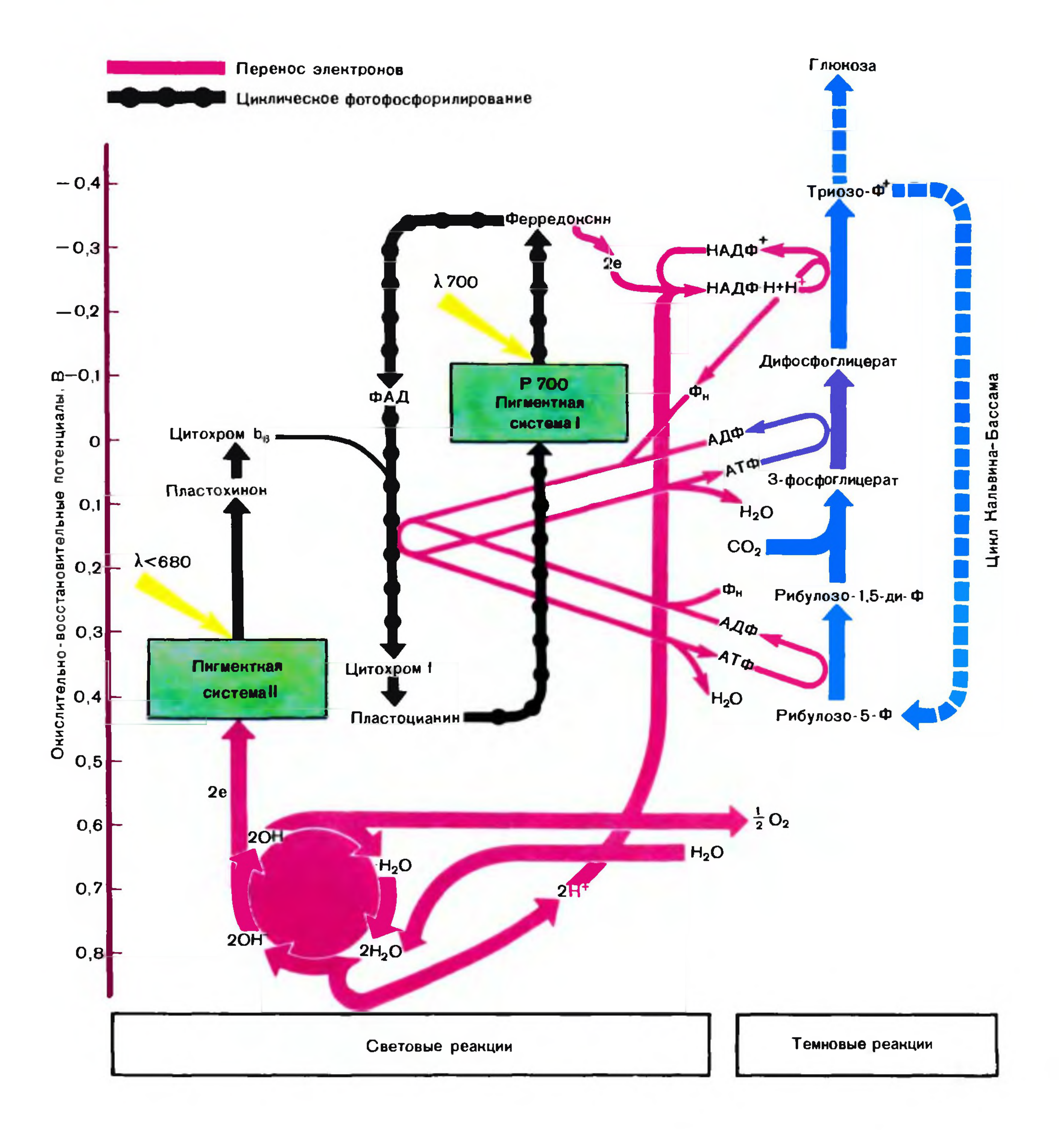


Таблица 1. **Схема переноса электронов и взаимосвязи световых и темновых реакций в фотосинтезе.**

В состав пигментной системы I входят хлорофилл *a* и каротиноиды. В состав пигментной системы II входят хлорофилл *a* и хлорофилл *b*.

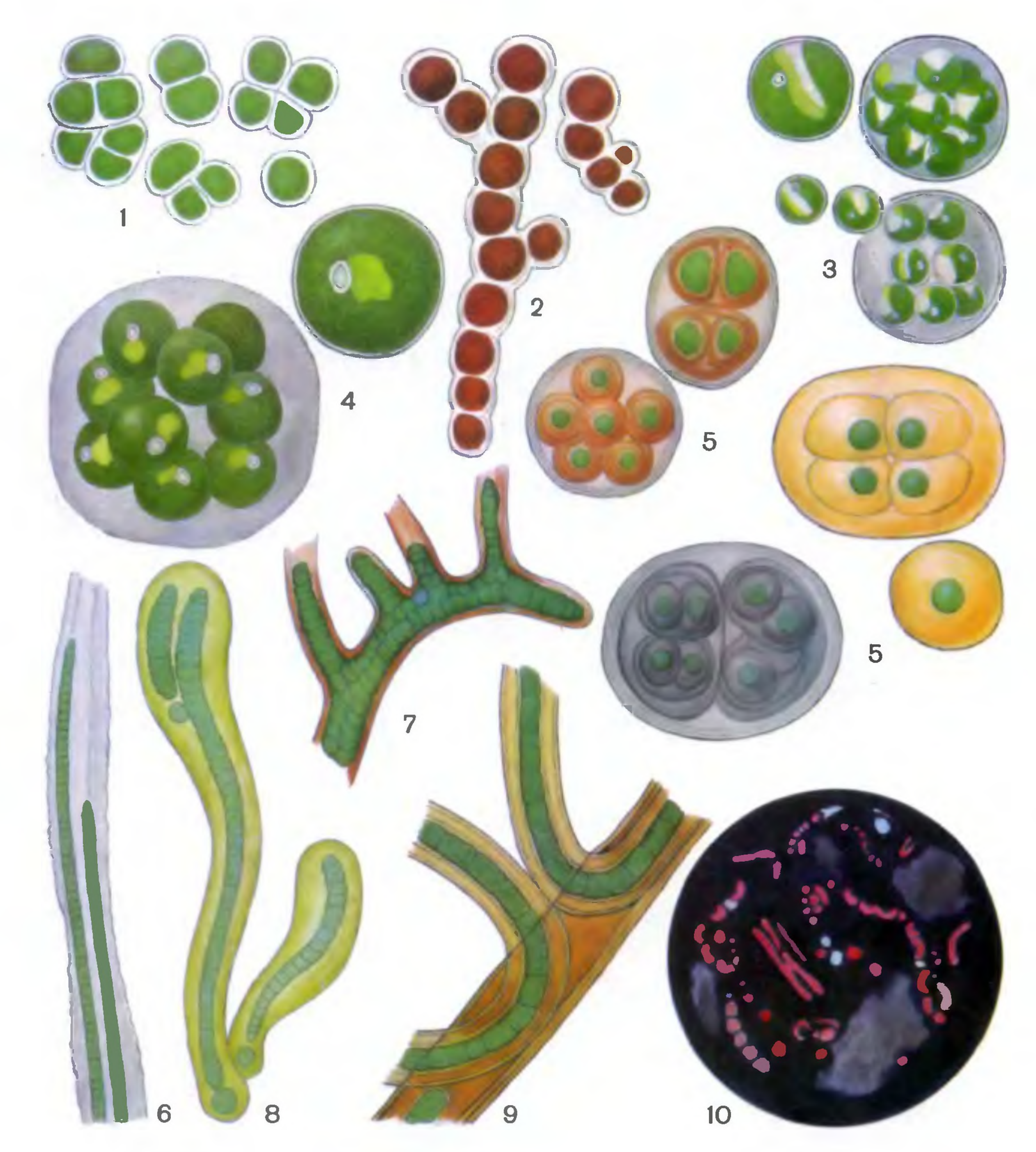


Таблица 2. **Наземные (1—9) и почвенные (10) водоросли:**

1 — отдельная клетка и группы клеток плеврококка (Pleurococcus vulgaris); *2* — простые и ветвящиеся нити трентеполии (Trentepohlia piceana) с оранжевым маслом в клетках; *3* —отдельная клетка и размножение хлореллы (Chlorella vulgaris); *4* — группа молодых клеток и взрослая клетка хлорококка (Chlorococcum humicola); *5* — колонии глеокапсы с различной окраской слизистых оболочек: желто-коричнеаой (Gloeocapsa rupestris), красно-коричневой (Gl. magma) и сине-фиолетовой (Gl. alpina); *6* — участок таллома шизотрикса (Schizothrix friesii) с двумя трихомами в общем слизистом чехле; *7* — часть нити стигонемы (Stigonema minutum); *8* — нити толипотрикса (Tolypothrix elenkinii); *9* — часть нити сцитонемы (Scytonema mirabile); *10* — общий вид пробы почвы в люминесцентном микроскопе: красным светятся живые клетки водорослей, содержащие хлорофилл.

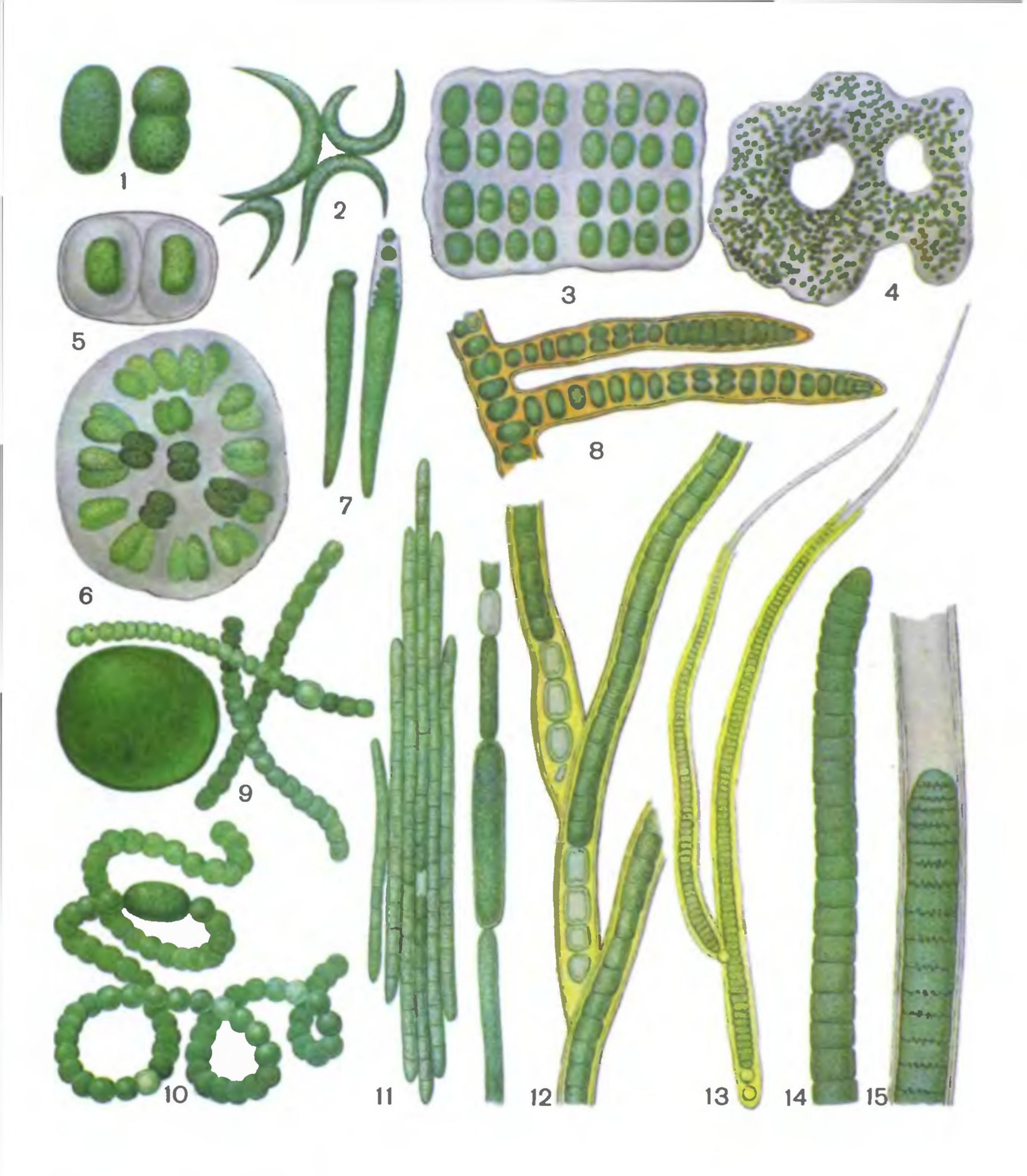


Таблица 3. **Сине-зеленые водоросли:**

1 — Synechococcus aeruginosus; *2* — Dactylococcopsis rhaphidioides; *3* — Merismopedia glauca; *4* — Microcystis aeruginosa; *5* — Gloeocapsa turgida; *6* — Gomphosphaeria aponina; *7* — Chamaesiphon curvatus; *8* — Stigonema ocellatum; *9* — Nostoc pruniforme; *10* — Anabaena hassalii; *11* — Aphanizomenon flos-aquae; *12* — Tolypothrix tenuis; *13* — Calothrix gypsophila; *14* — Oscillatoria chalybea; *15* — Lyngbya confervoides.

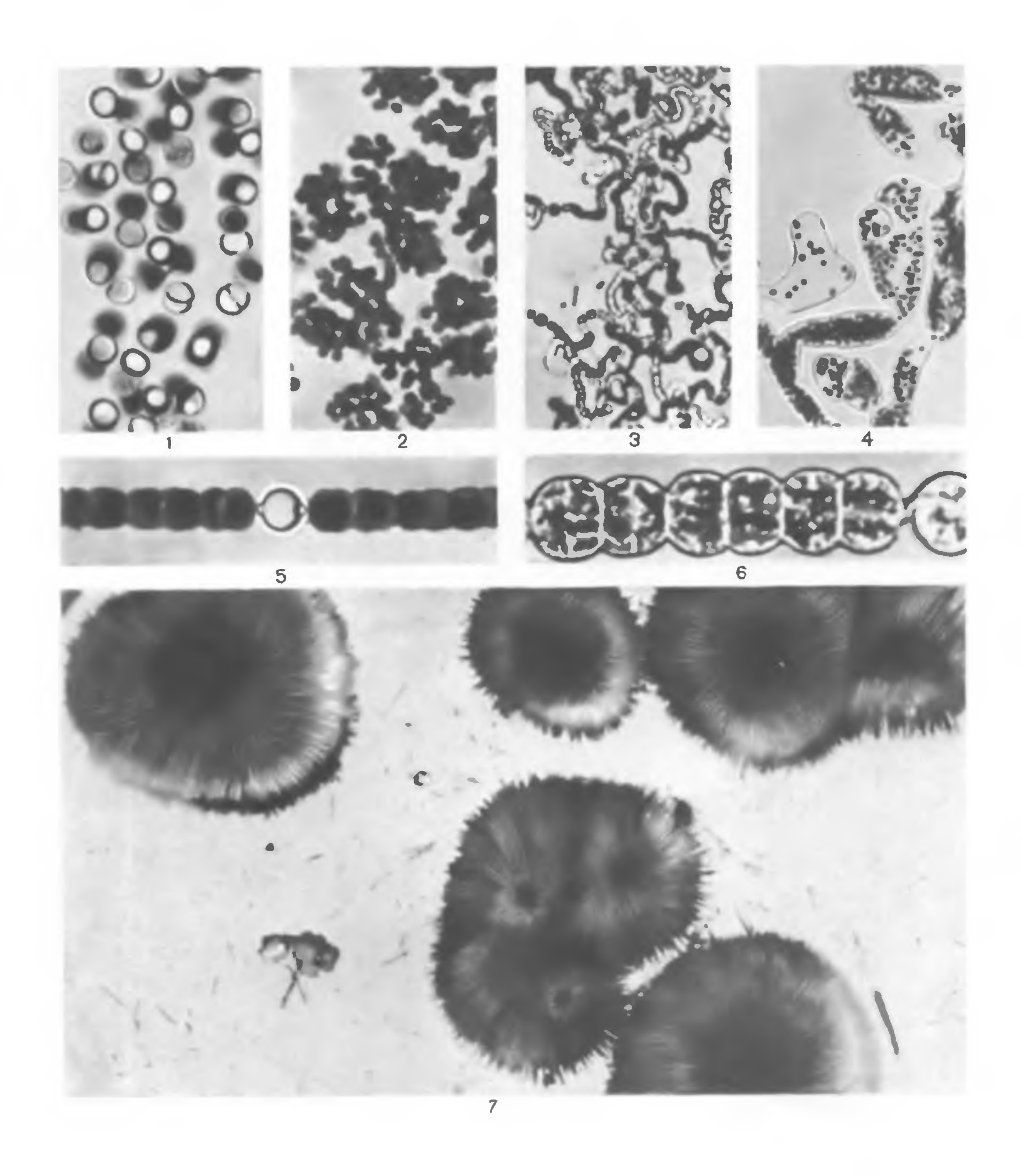


Таблица 4. **Сине-зеленые планктонные водоросли:**

1 — Gloeocapsa limnetica, скопление клеток (×1600); *2* — Microcystis viridis, скопление колоний (×2000); *3* — Nostoc linckia, нити в колонии (×400); *4* — Coelosphaerium dubium, скопление колоний (×500); *5* — Anabaena scheremetievii, часть нити (×800); *6* — Anabaena planctonica (×1500); *7* — Gloeothrichia echinulata, скопление колоний (×15). Фото Г. В. Кузьмина.

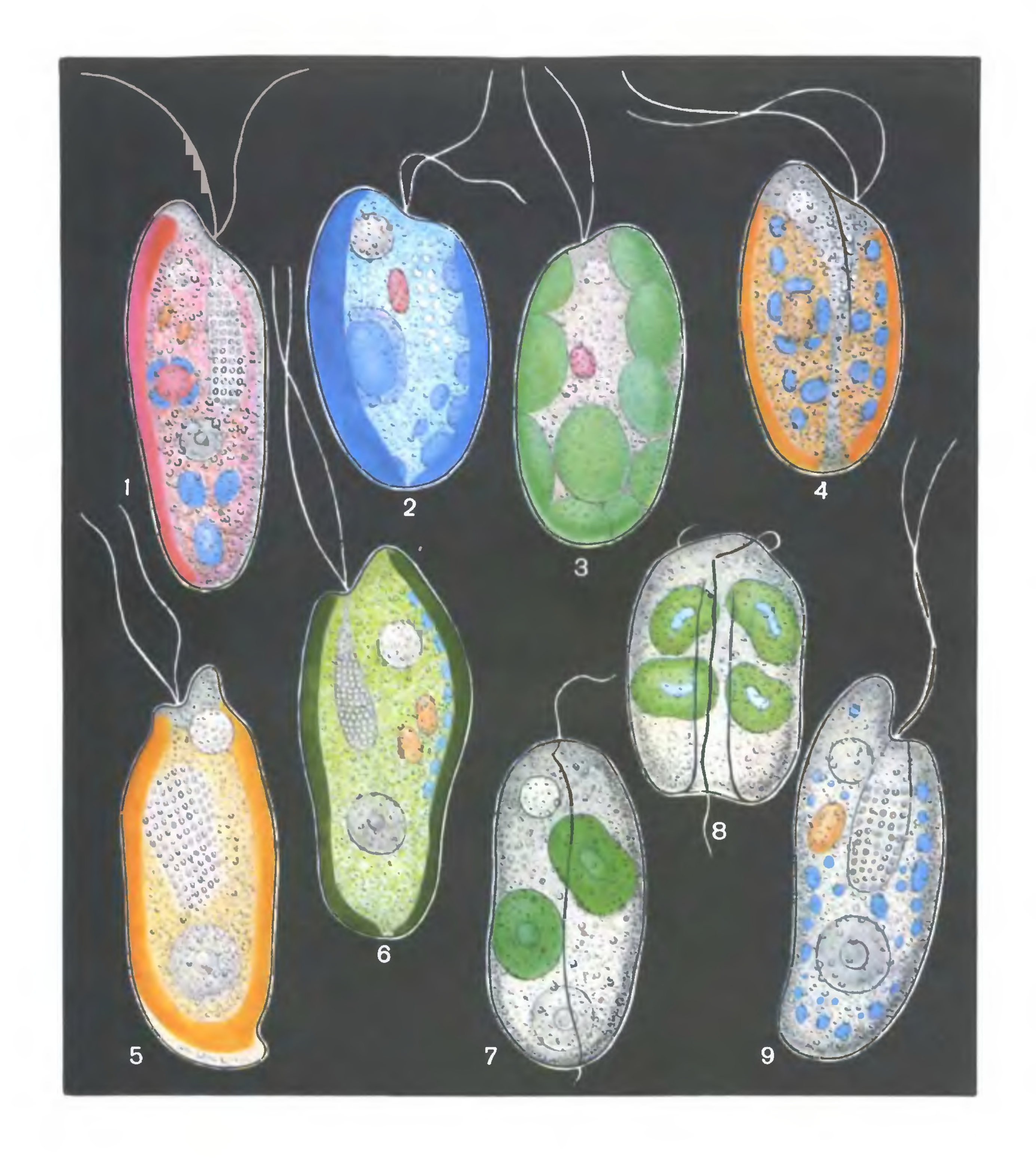


Таблица 5. **Криптофитовые водоросли:**

1 — Rhodomonas tenuis; *2* — Chroomonas coerulea; *3* — Cyanomonas americana; *4* — Cryptochrysis commutata; *5* — Cryptomonas curvata; *6* — C. platyuris; *7* — Cyanophora paradoxa; *8* — C. tetracyana; *9* — Chilomonas paramaecium.

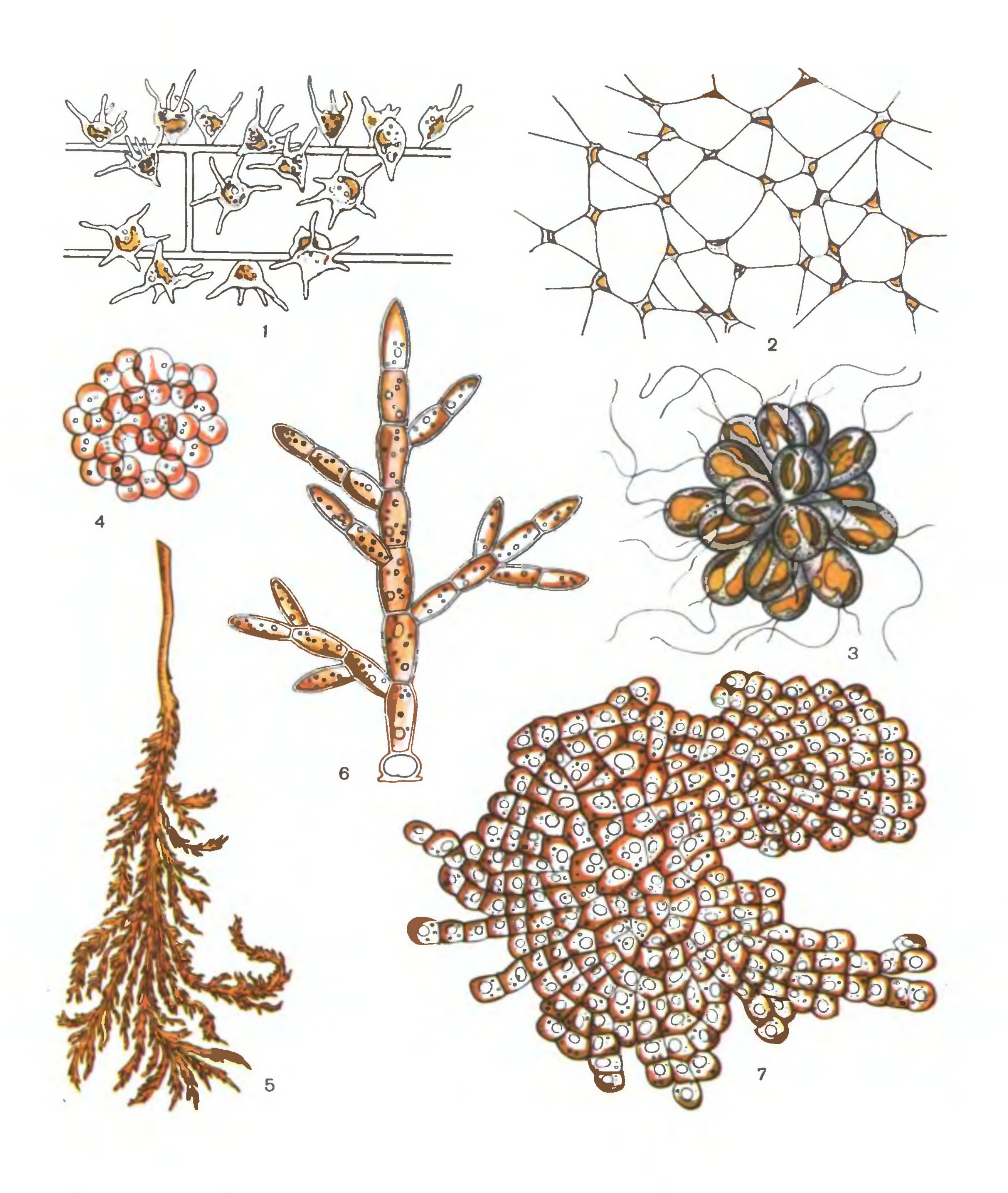


Таблица 6. **Основные типы структуры тела золотистых водорослей:**

1 — амебоидная (Brehmiella chrysohydra); *2* — амебоидная (Chrysarachnion insidians); *3* — монадная (Synochromonas pallida); *4* — коккоидная (Chrysobotrys parvula); *5* — пальмеллоидная (Hydrurus foetidus); *6* — разнонитчатая (Phaeothamnion borzianum); *7* — пластинчатая (Phaeodermatium rivulare).

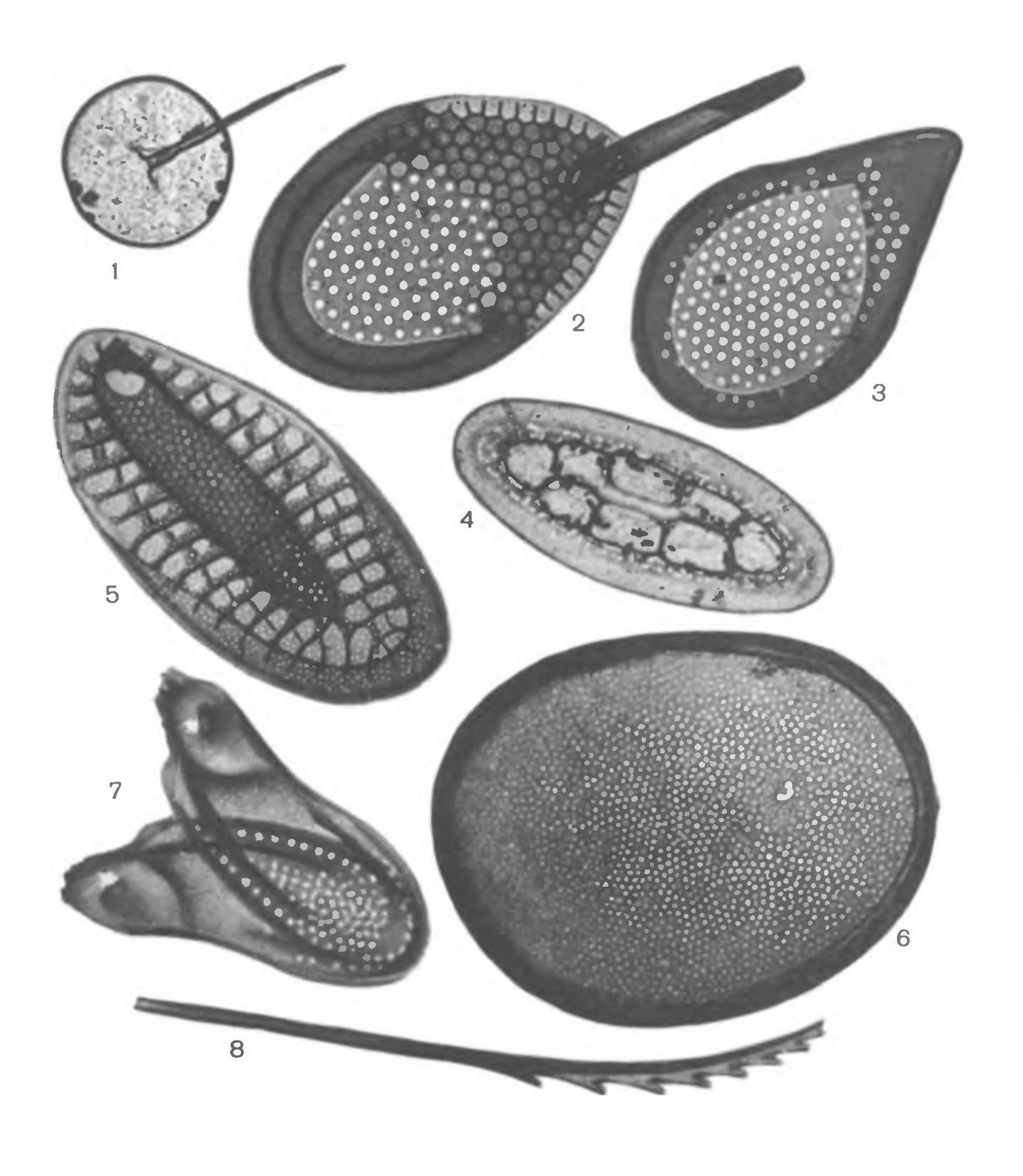


Таблица 7. **Окремнелые чешуйки и иглы панцыря хризомонад, сфотографированные с помощью электронного микроскопа:**

1 — Paraphysomonas vestita (×14000); *2* — Synura spinosa (×10000); *3* — Synura sphagnicola (×20000); *4* — Chrysosphaerella multispina (×14000); *5* — Synura petersenii (×10000); *6* — Mallomonas caudata (×8000); *7* — Mallomonas acrocomos (×12000); *8* — Mallomonas caudata, шип (×4700). Фото И. М. Балонова.

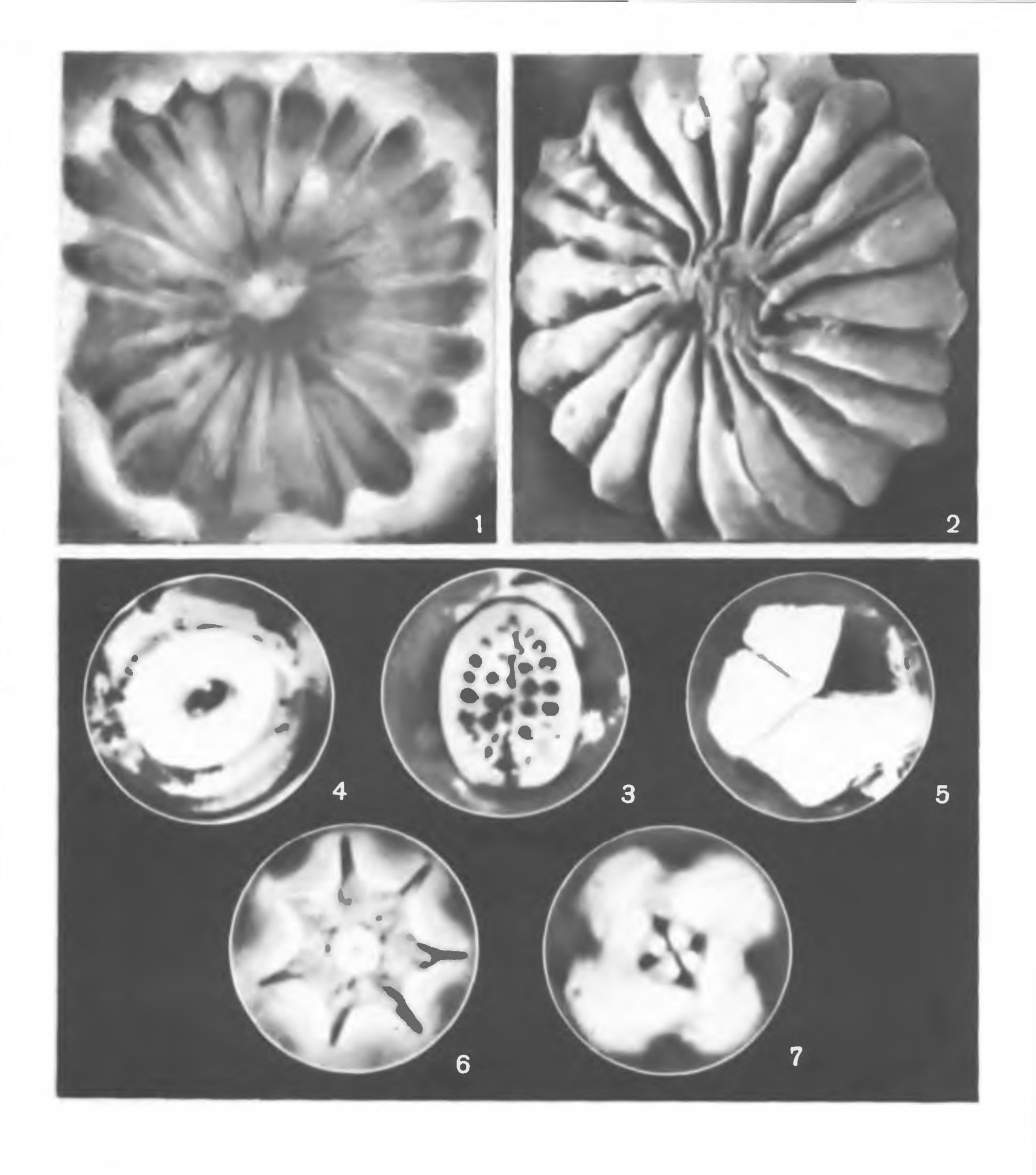


Таблица 8. **Известковые скелеты ископаемых кокколитофорид из палеогеновых отложений:**

1, 2 — Discoaster multiradiatus (*1* — вид в сканирующем электронном микроскопе, *2* — вид в световом микроскопе); *3* — Coccolithus umbilicus; *4* — Discolithina distincta; *5* — Braarudosphaera bigelovii; *6* — Discoaster saipanensis; *7* — Cyclococcolithus reticulatus. (Увеличение: *1* — ×11400; *2* — ×2000; *3—7* — ×3400).

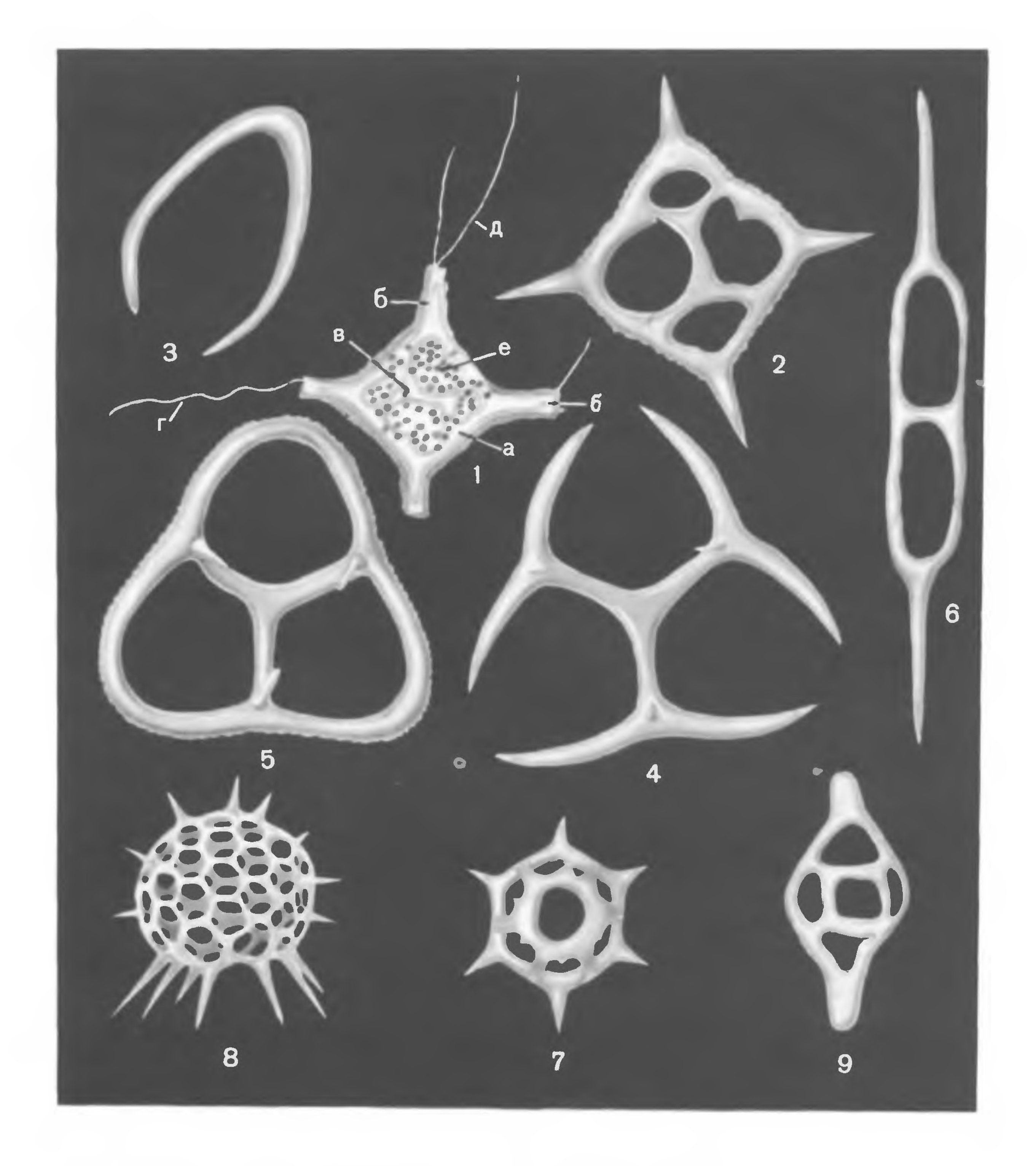


Таблица 9. **Основные представители современных и ископаемых силикофлагеллат:**

1 — Dictyocha fibula, строение клетки: *а* — базальное кольцо, *б* — радиальный рог, *в* — апикальное образование, *г* — жгутик, *д* — псевдоподии, *е* — хлоропласты; *2* — D. fibula, скелет сверху (палеоген, Западно-Сибирская низменность); *3* — Lyramula simplex, скелет (поздний мел, восточный склон Урала); *4* — Cornua poretzkajae, скелет снизу (поздний мел, восточный склон Урала); *5* — Corbisema apiculata, скелет снизу (палеоген, восточный склон Урала); *6* — Naviculopsis biapiculata, скелет сверху (палеоген, восточный склон Урала); *7* — Distephanus speculum, скелет сверху (неоген, Сахалин); *8* — Cannopilus sphaericus, скелет сбоку (неоген, Венгрия); *9* — Deflandryocha naviculoidea, скелет сверху (неоген, Югославия) (× 1000).

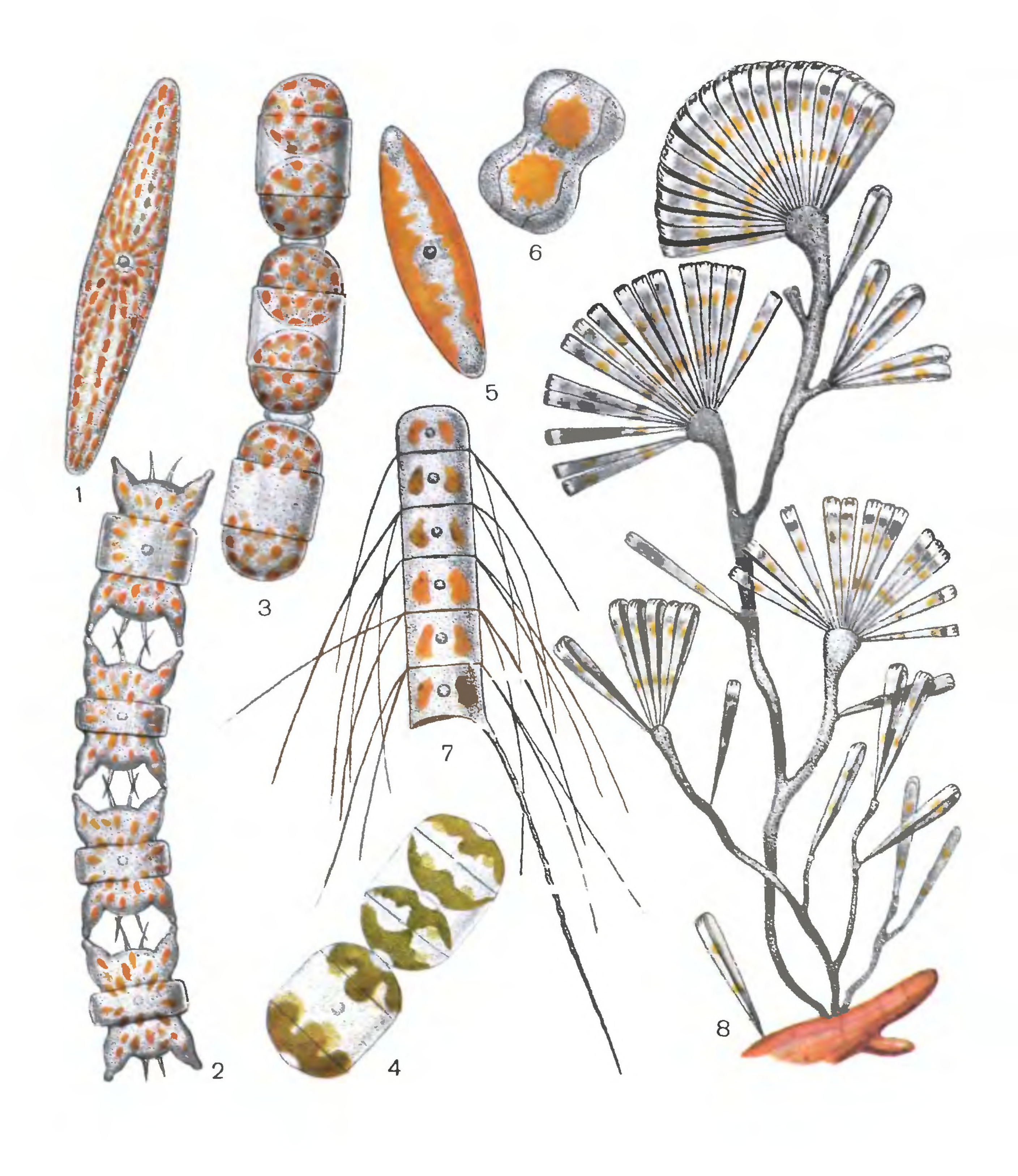


Таблица 10. **Клетки диатомовых водорослей с хлоропластами различной формы:**

1 — Pleurosigma sp.; *2* — Biddulphia aurita; *3* — Melosira moniliformis; *4* — Hyalodiscus scoticus; *5* — Navicula sp.; *6* — Amphiprora sp.; *7* — Chaetoceros subtilis var. abnormis; *8* — Licmophora sp.

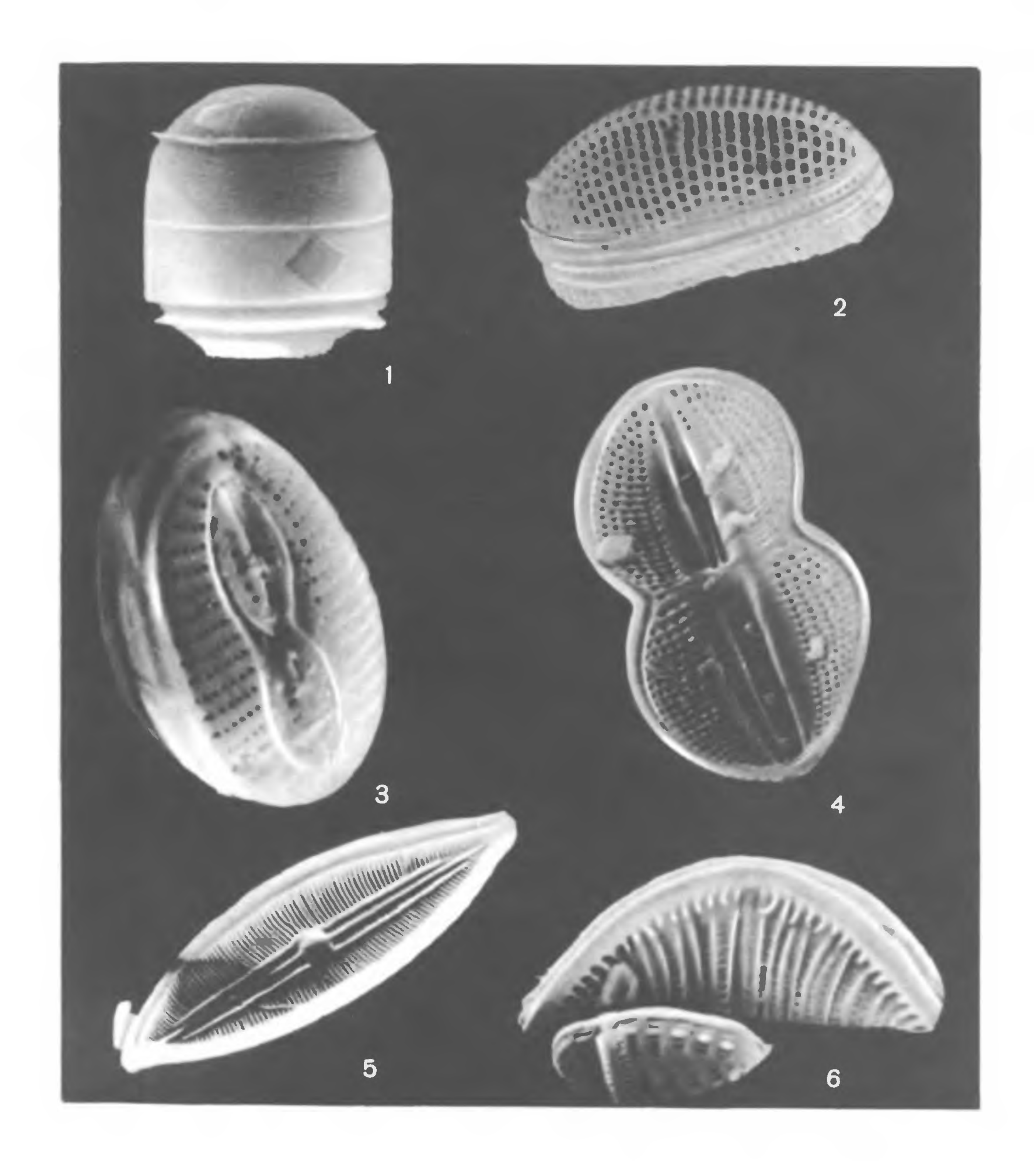


Таблица 11. **Форма и структура панцирей современных видов диатомей:**

1 — Melosira nummuloides; *2* — Achnanthes brevipes var. parvula; *3* — Navicula brachium; *4* — Diploneis didyma; *5* — Mastogloia braunii; *6* — Rhopalodia musculus var. succincta. Электронные микрофотографии Н. И. Караевой.

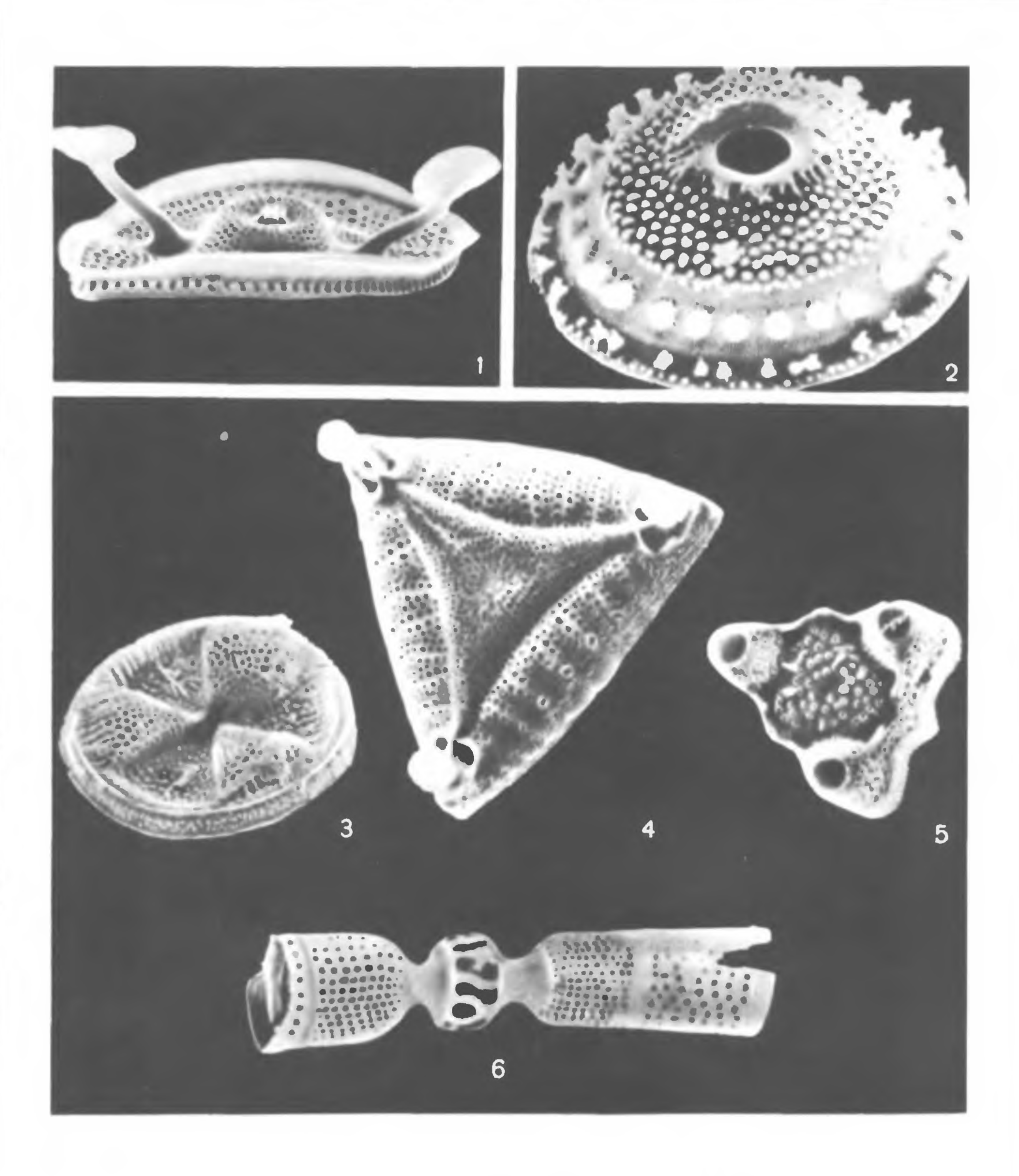


Таблица 12. **Многообразие формы и структуры панцирей вымерших видов диатомей:**

1 — Kittonia elaborata; *2* — Porodiscus sp.; *3* — Actinoptychus senarius (миоцен); *4* — Entogonia sp. (эоцен); *5* — Triceratium flos (эоцен); *6* — Strangulonema barbadensis (эоцен). Электронные микрофотографии: *1, 2, 3* — В. Уорнардта, *4, 6,* — X. С. Кальвера, *5* — Р. Росса и П. Симс.

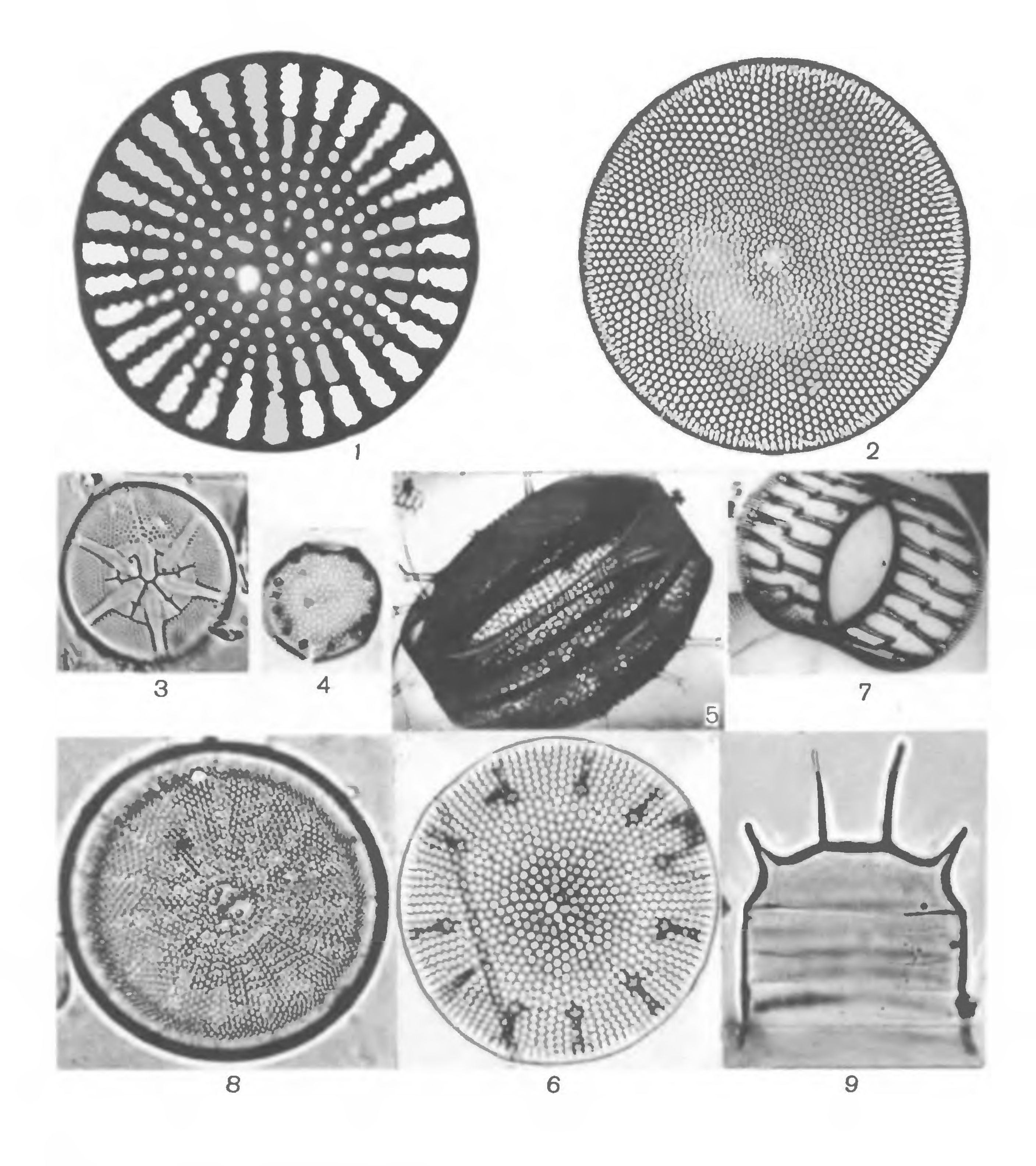


Таблица 13. **Диатомовые водоросли планктона:**

1 — Stephanodiscus astraea; *2* — Coscinodiscus perforatus var. celulosus; *3* — Asteromphalus robustus; *4* — Thalassiosira pseudonana; *5, 6* — Thalassiosira nordenskiöldii (*5* — клетка, *6.* — створка); *7* — Sceletonema costatum; *8* — Actinocyclus ehrenbergii; *9* — Biddulphia mobiliensis. Микрофотографии: *1* — С. И. Генкала, *2, 3, 9* — А. И. Прошкиной-Лавренко, *4—8* — И. В. Макаровой.

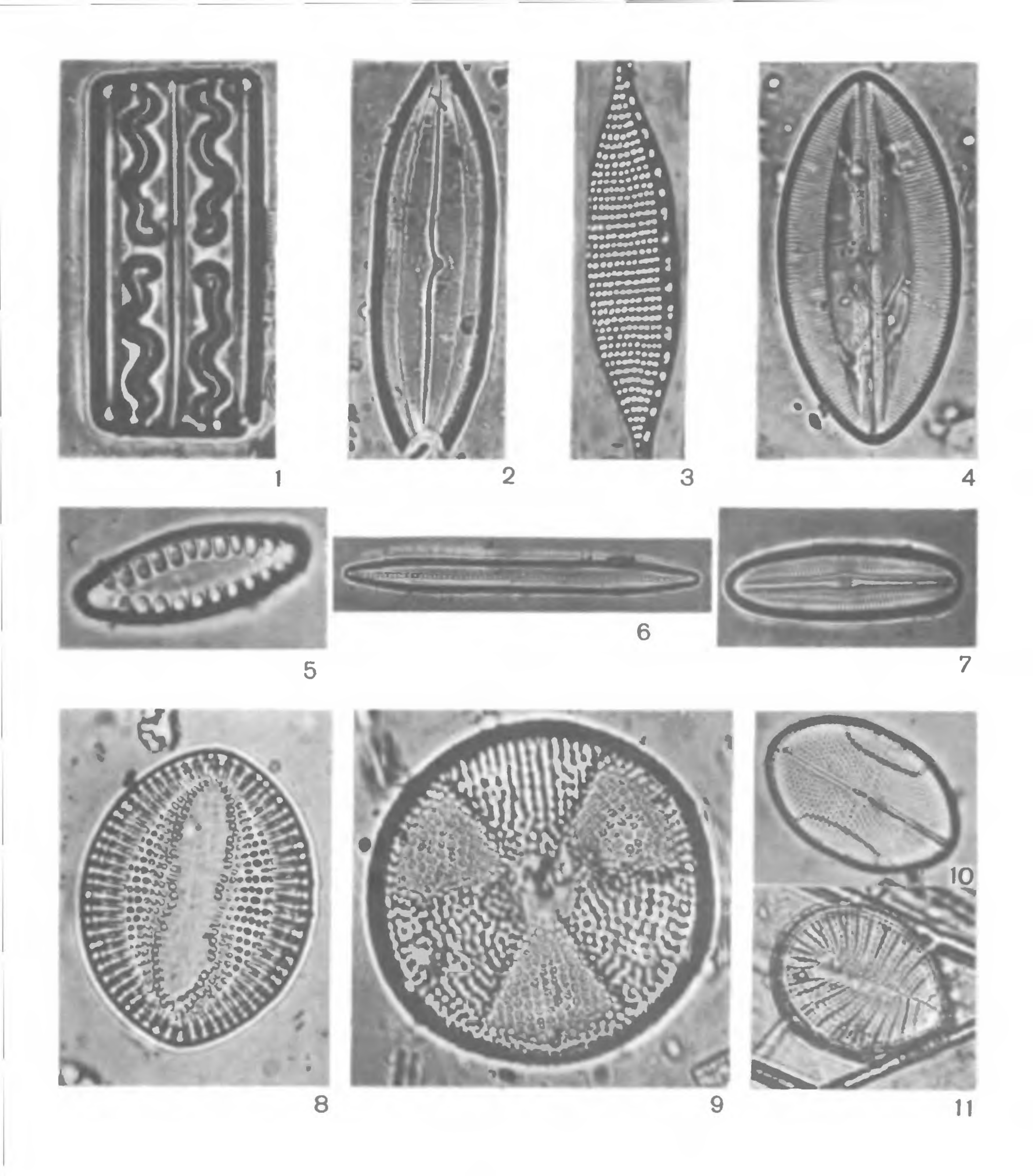


Таблица 14. **Диатомовые водоросли бентоса:**

1 — Grammatophora serpentina; *2* — Caloneis liber; *3* — Nitzschia kuetzingiana; *4* — Navicula lyra var. atlantica; *5* — Glyphodesmis distans; *6* — Nitzschia vidovichii; *7* — Diploneis bombus; *8* — Cocconeis maxima; *9* — Actinoptychus undulatus; *10* — Mastogloia binota; *11* — Podocystis adriaticus. Микрофотографии: *1, 2, 4—11* — А. И. Прошкиной-Лавренко, *3* — В. И. Михайлова.

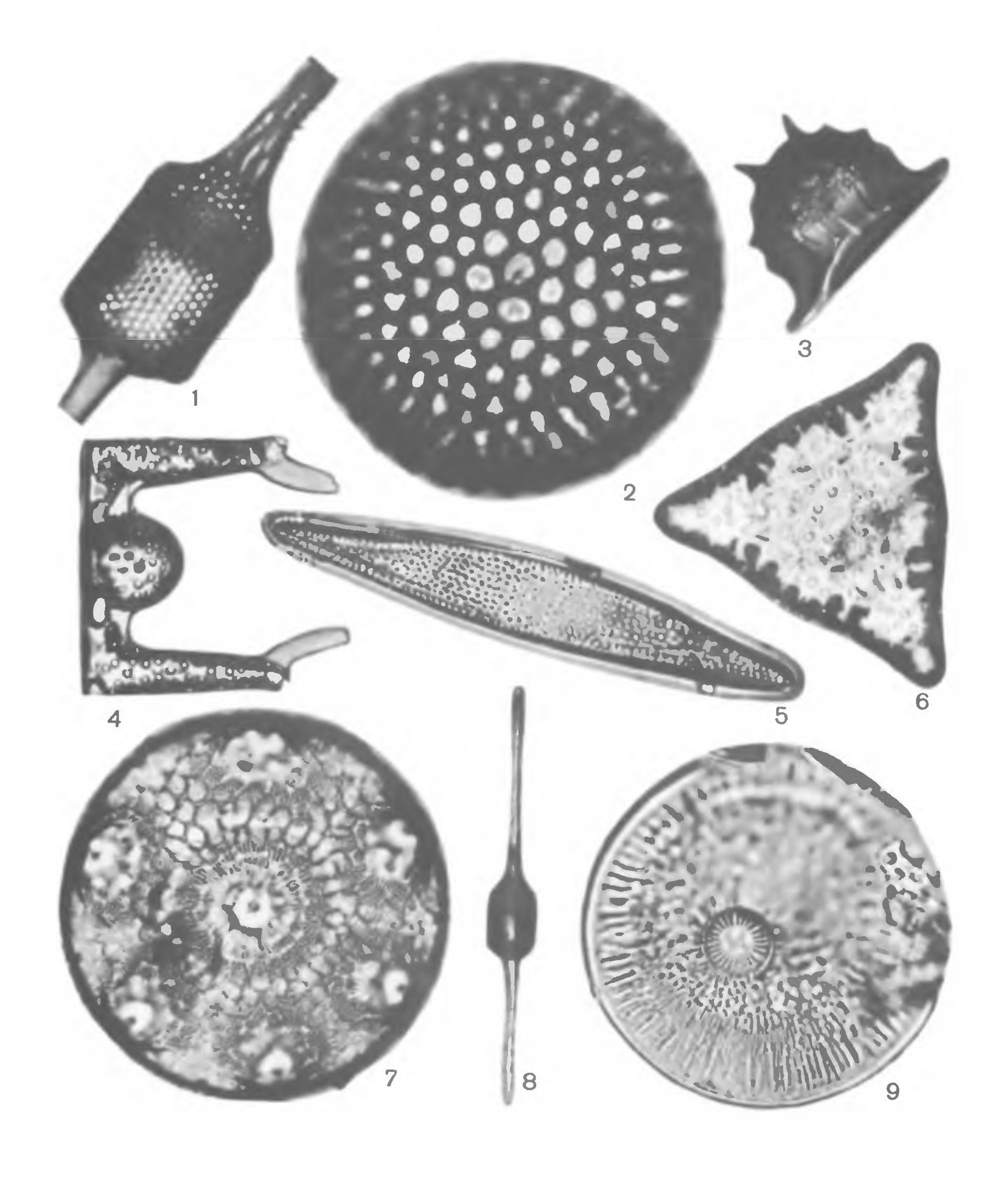


Таблица 15. **Ископаемые диатомовые водоросли:**

1, 8 — Pyxilla speciosa f. speciosa; *2* — Coscinodiscus dissonus; *3* — Stephanopyxis ornata; *4* — Hemiaulus tschestnovii; *5* — Cymatosira saytschenkoi; *6* — Triceratium cellulosum; *7* — Corona retinervis; *9* — Monopsia mammosa. Микрофотографии: *1—3, 6, 8, 9* — Н. И. Стрельниковой (мел); *4, 7* — З. И. Глезер (эоцен); *5* — А. И. Прошкиной-Лавренко (миоцен).

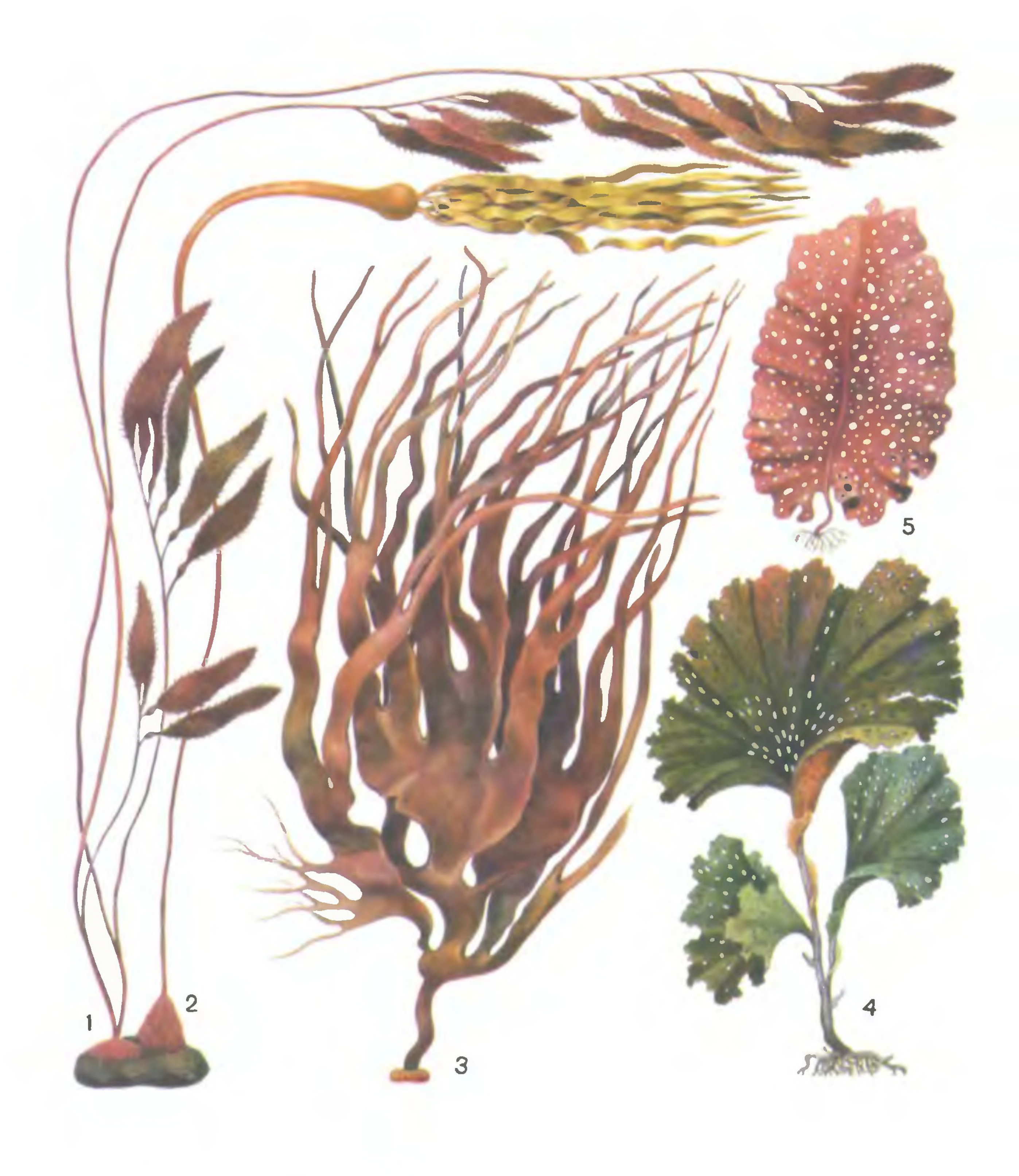


Таблица 16. **Бурые водоросли:**

1 — макроцистис грушевидный (Macrocystis pyrifera); *2* — нереоцистис Лютке (Nereocystis luetkeana); *3* — дурвиллея антарктическая (Durvillea antarctica); *4* — талассиофиллум решетчатый (Thalassiophyllum clathrus); *5* — агарум продырявленный (Agarum cribrosum).

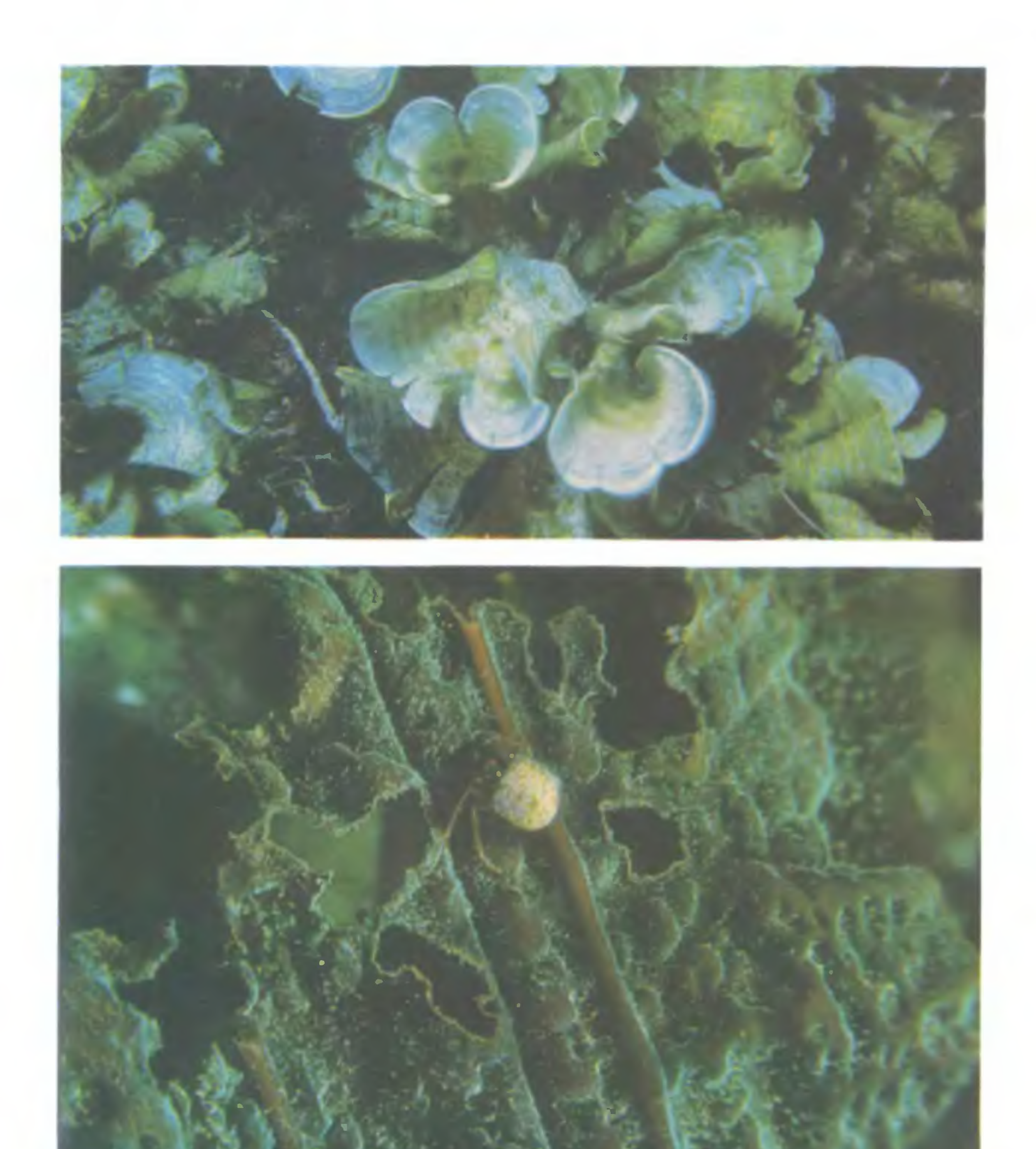


Таблица 17. **Бурые водоросли:**

вверху — группа слоевищ падины павлиньей (Padina pavonia); внизу — часть слоевища костарии ребристой (Costaria costata), изъеденного животными. Фото Ю. Астафьева и А. Рогова.

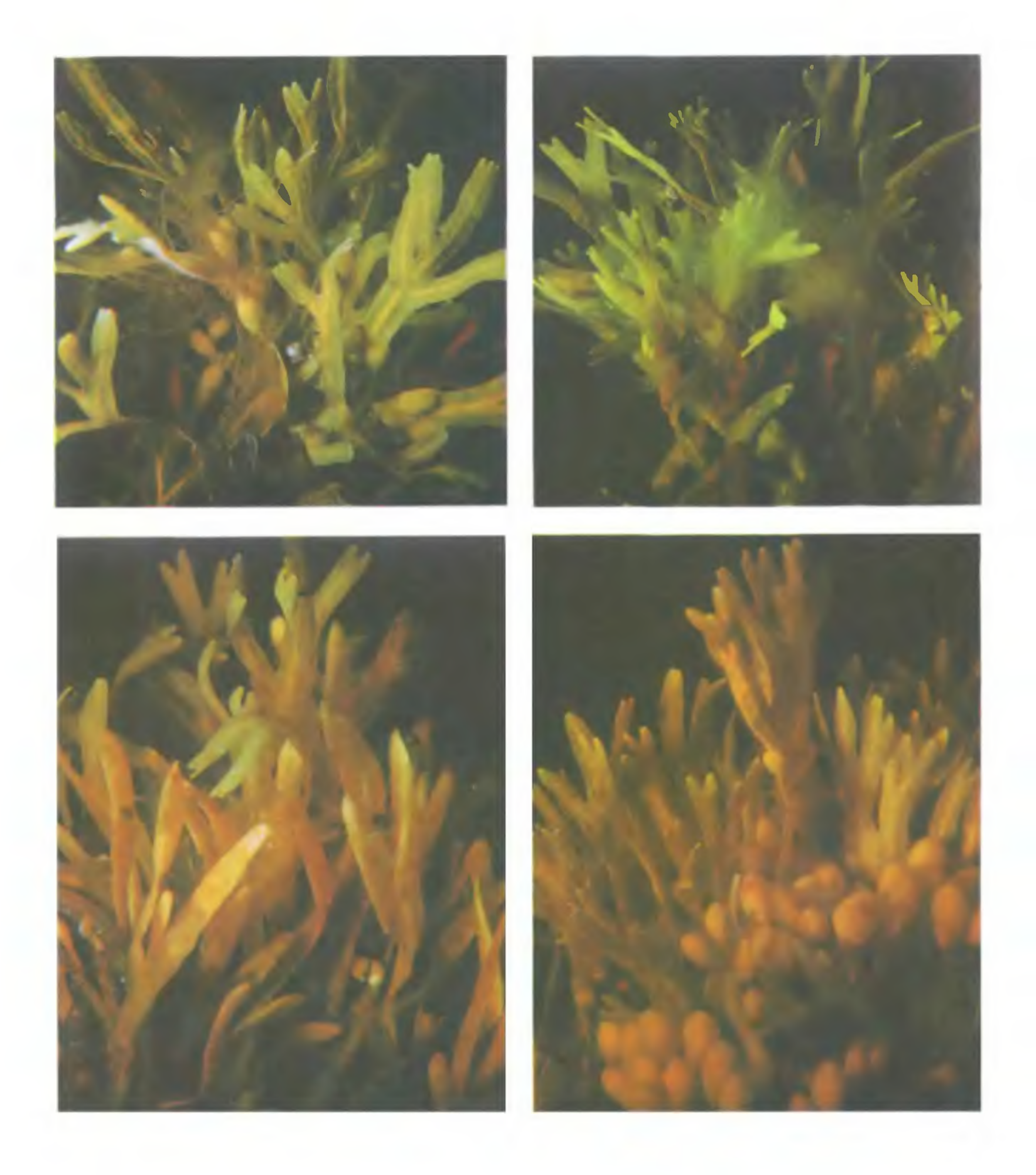


Таблица 18. **Бурые водоросли:**

вверху слева — фукус пузырчатый (Fucus vesiculosus); **вверху справа** — фукус двусторонний (F. distichus); **внизу слева** — бурая нитчатая водоросль хордария плетевидная (Chordaria flagelliformis) на фукусе пузырчатом; **внизу справа** — бурая нитчатая водоросль пилайелла литоральная (Pylaiella litoralis) на фукусе пузырчатом. Фото Ю. Астафьева.



Таблица 19. **Заросли бурых водорослей в начале отлива на литорали Белого моря.** Фото В. Кузина.



Таблица 20. **Красные водоросли:**

1 — порфира (Porphyra variegata); *2* — дюмонтия (Dumontia incrassata); *3* — эутора (Euthora cristata); *4* — хондрус (Chondrus yendoi).

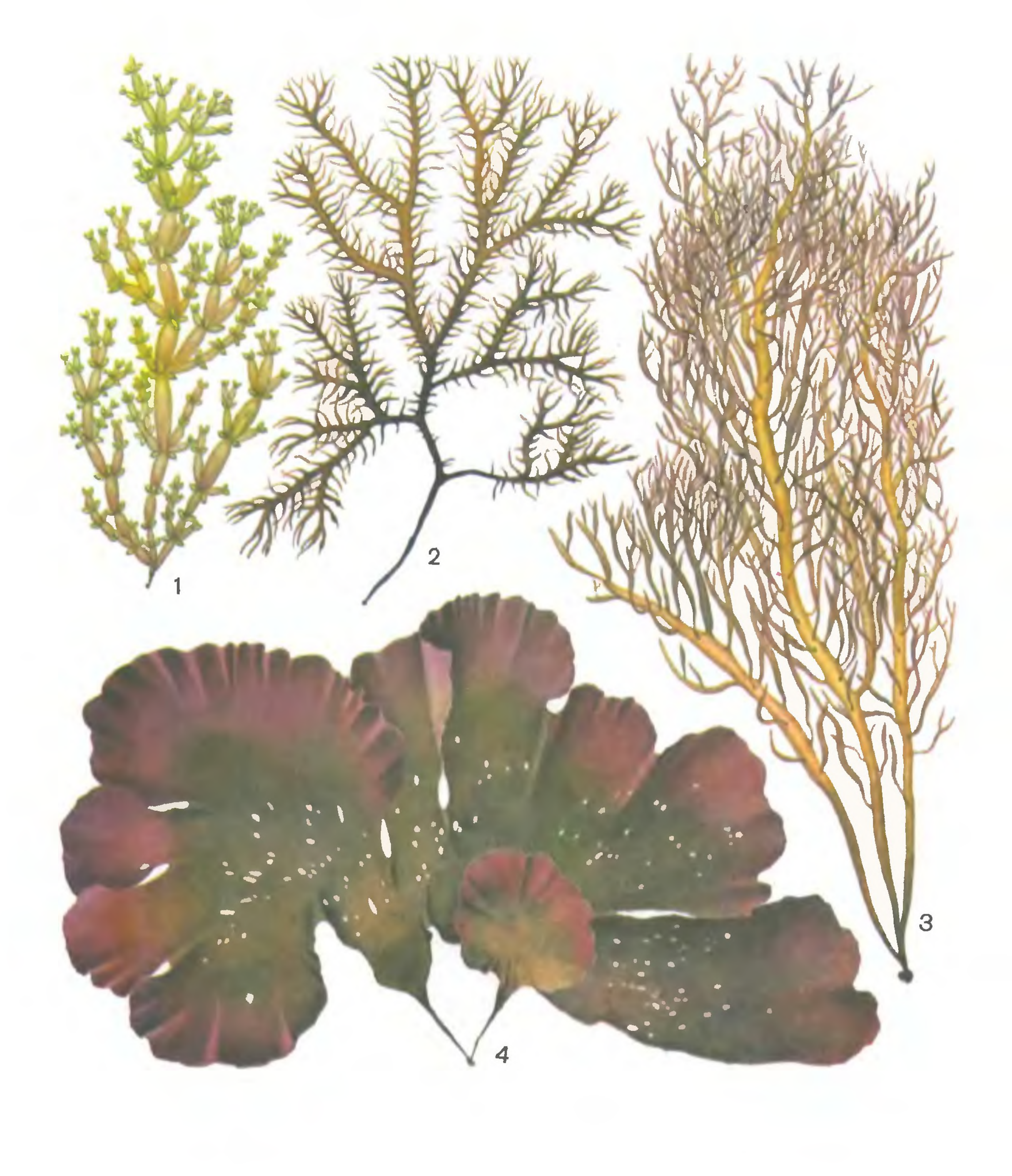


Таблица 21. **Красные водоросли:**

1 — ломентария (Lomentaria articulata); *2* — хондрус (Chondrus pinnulatus); *3* — хризимения (Chryzymenia wrightii); *4* — родимения (Rhodimenia pertusa).



Таблица 22. **Красные водоросли:**

1 — мембраноптера (Membranoptera alata); *2* — родимения (Rhodimenia stenogona); *3* — фикодрис (Phycodris sinuosa); *4* — птилота (Ptilota asplenioides).

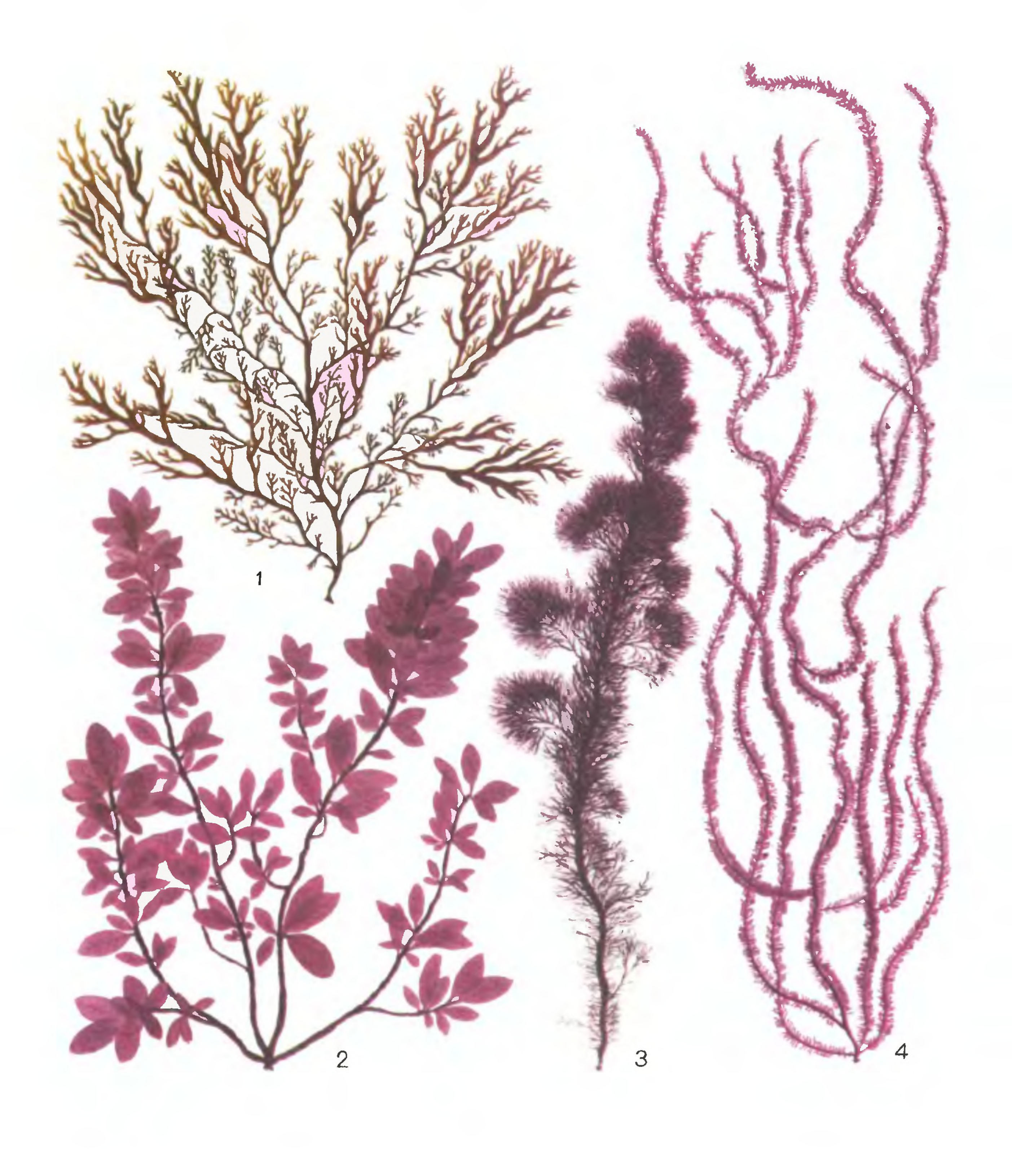


Таблица 23. **Красные водоросли:**

1 — одонталия (Odonthalia ochotensis); *2* — токидодендрон (Tokidodendron bullata); *3* — родомела (Rhodomela lycopodioides); *4* — дазия (Dasia baillouviana).

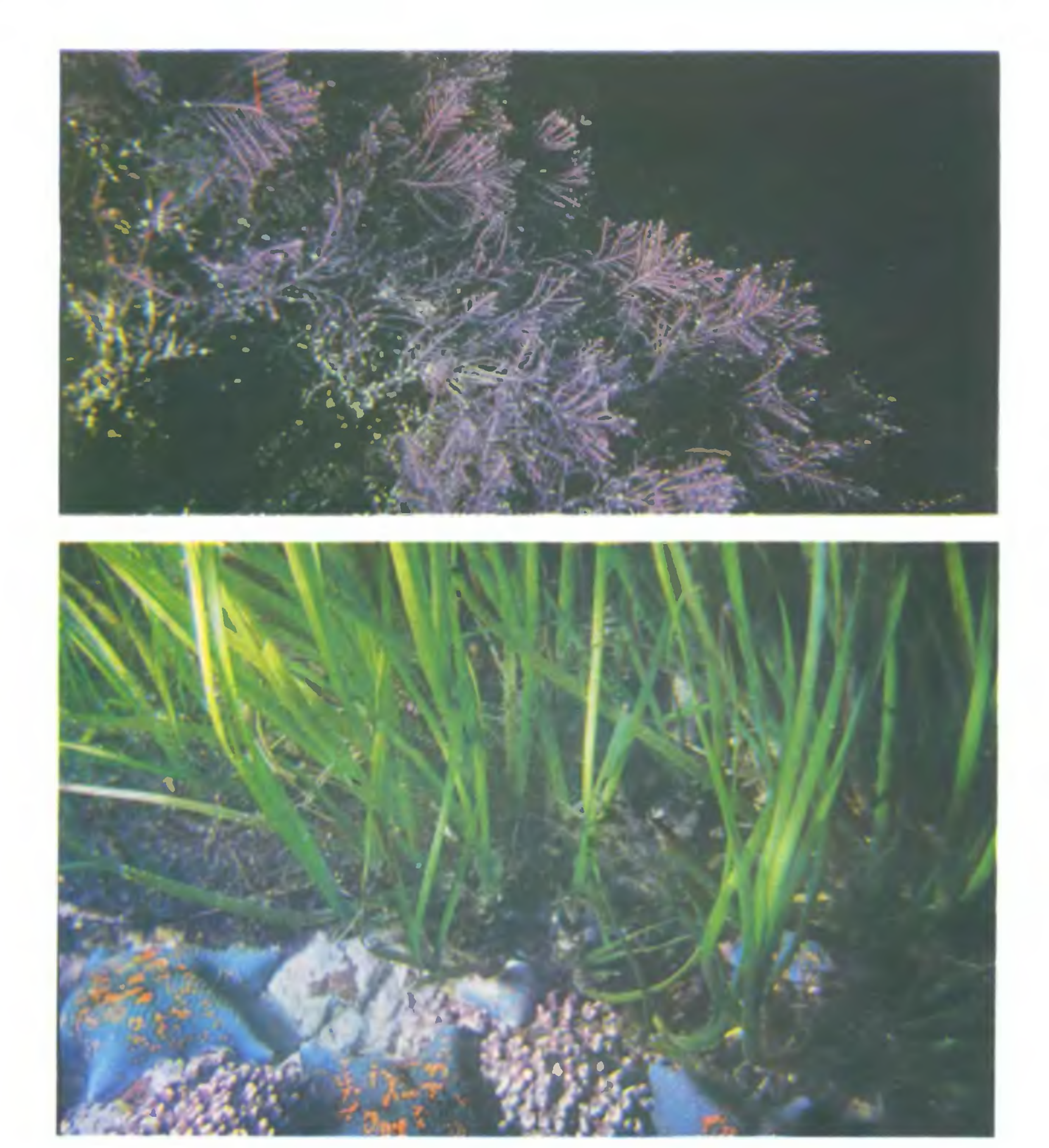


Таблица 24. **Красные известковые водоросли:**

в в е р х у — членистые кораллиновые водоросли — кораллина целебная (Corallina officinalis); в н и з у — корковые кораллиновые водоросли в биоценозе морской травы филлоспадикса. Фото Ю. Астафьева.

Таблица 25. **Красные и бурые нитчатые водоросли:**

в в е р х у — десмарестия зеленеющая (Desmarestia viridis); в н и з у — церамиум красный (Ceramium rubrum) и другие мелкие багрянки на мидиях. Фото Ю. Астафьева .

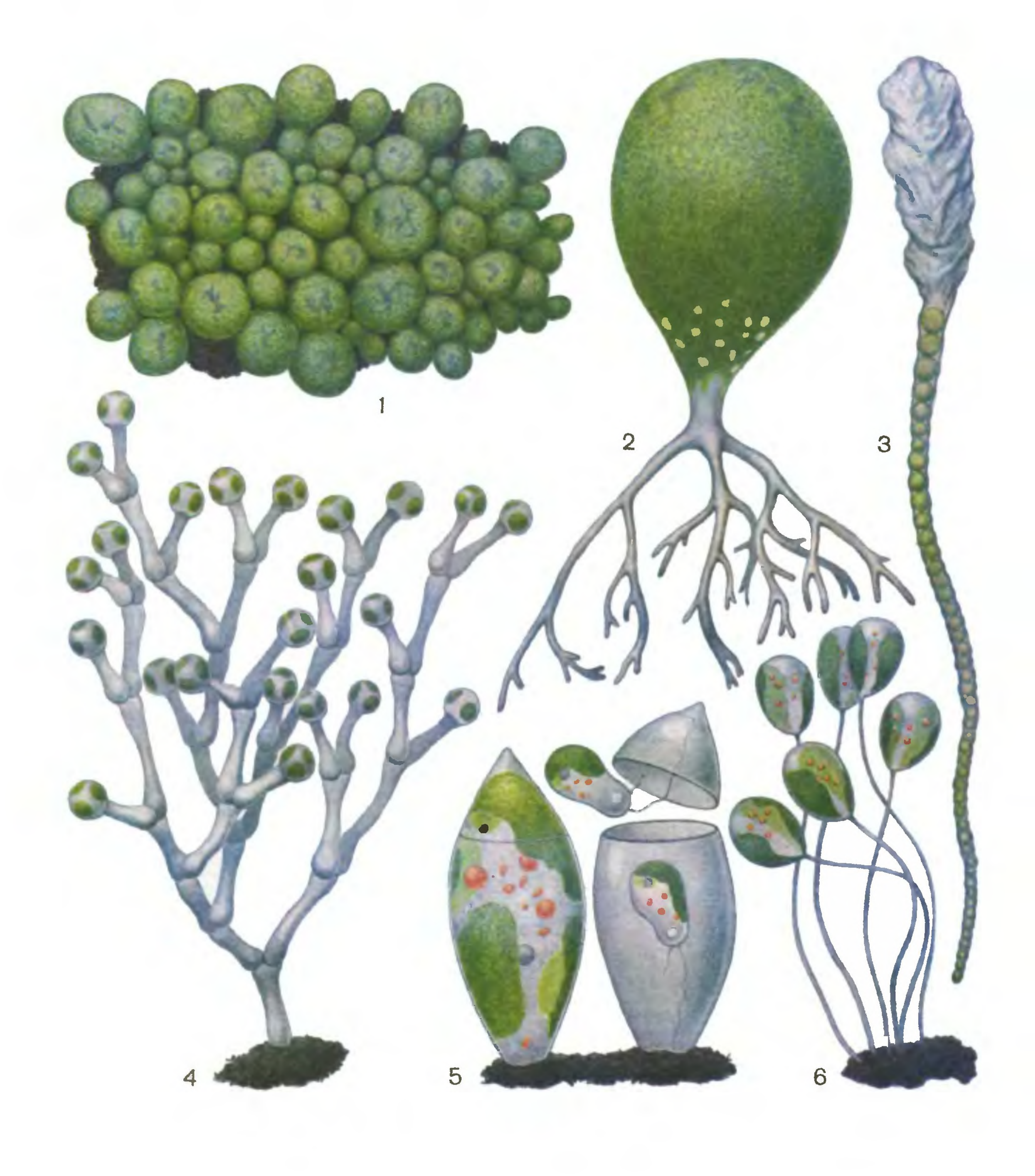


Таблица 26. **Желто-зеленые водоросли:**

1—3 — Botrydium granulatum (*1* — поросль на почве при малом увеличении, *2* — отдельная особь при большом увеличении, *3* — образование ризоцист); *4* — Mischococcus confervicola; *5* — Chlorothecium crassiapex, клетка и выход из нее зооспор; *6* — Peroniella curvipes.

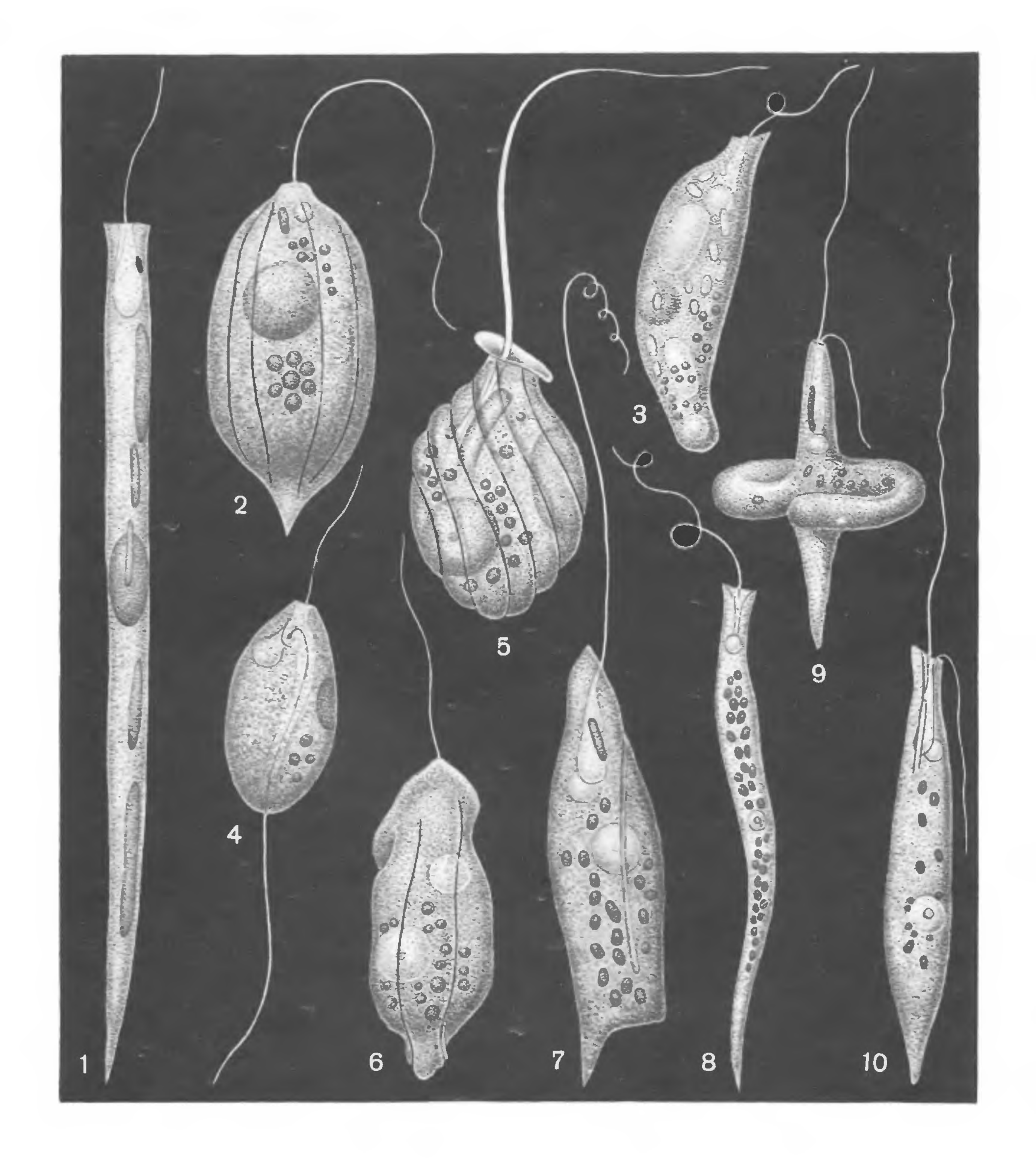


Таблица 27. **Бесцветные эвгленовые водоросли:**

1 — Cyclidiopsis acus; *2* — Petalomonas praegnans; *3* — Menoidium pellucidum; *4* — Anisonema prosgeobium; *5* — Urceolus cyclostomus; *6* — Urceolus platyrhynchus; *7* — Peranema pleururum; *8* — Menoidium tortuosum; *9, 10* — Heteronema acus, в двух состояниях клетки.

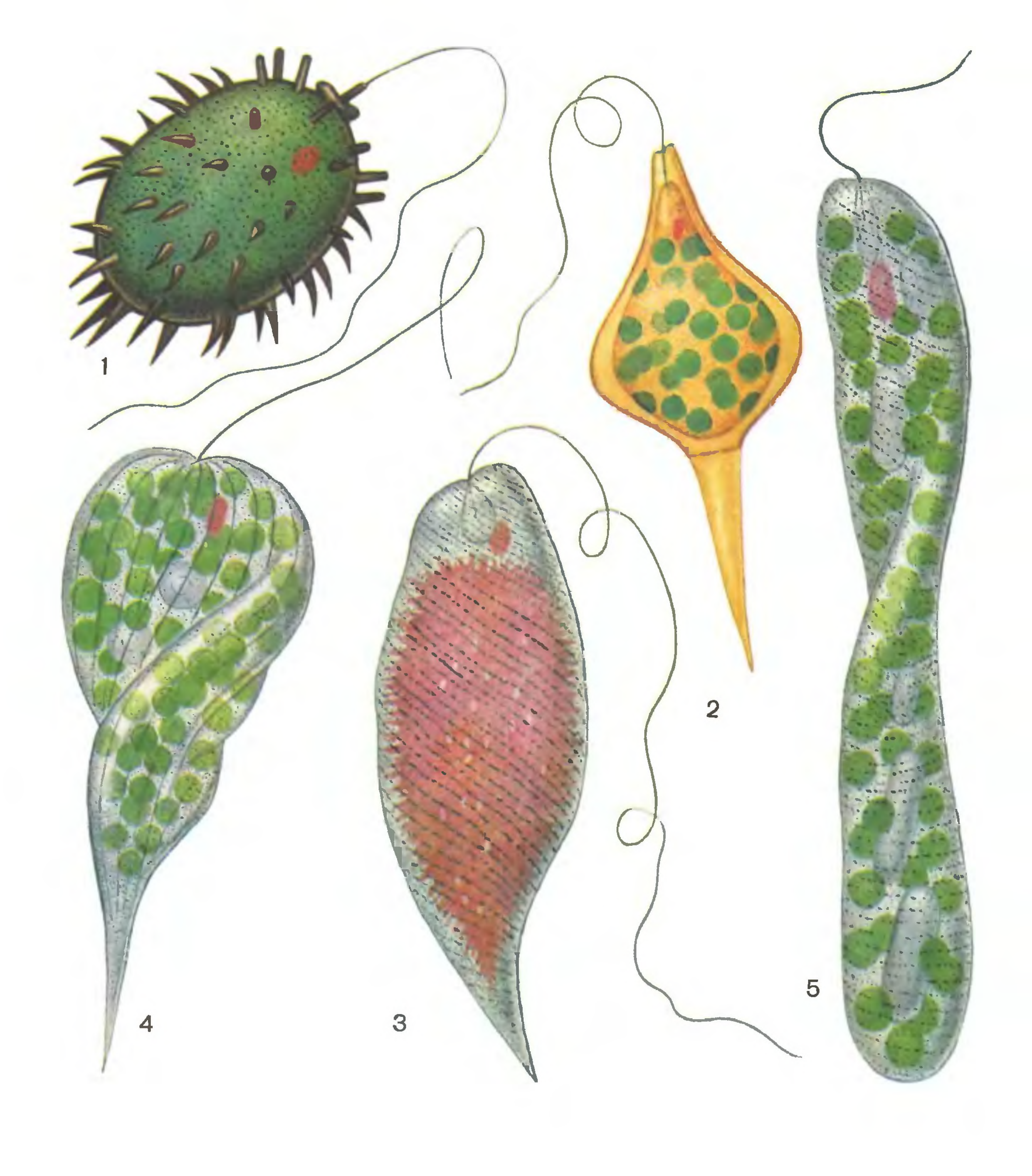


Таблица 28. **Окрашенные эвгленовые водоросли:**

1 — Trachelomonas bituricensis; *2* — Strombomonas ensifera; *3* — Euglena sanguinea, заполненная гематохромом; *4* — Phacus longicauda; *5* — Euglena ehrenbergii.

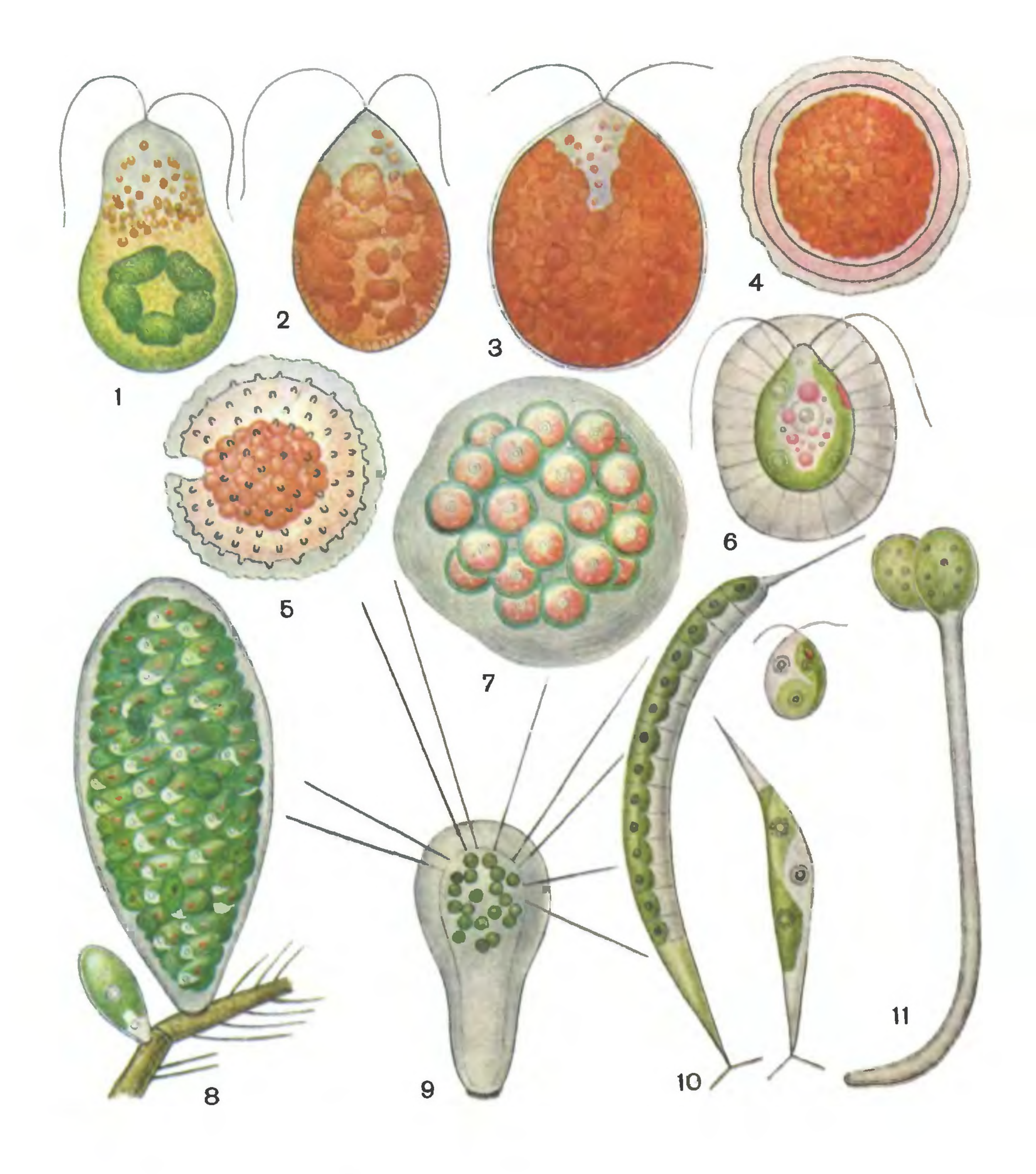


Таблица 29. **Вольвоксовые и протококковые водоросли:**

1—7 — каротиноносные виды вольвоксовых (*1—5* — Dunaliella salina, вегетативные клетки с каплями гематохрома (*1, 2*) и стадии образования цист (*3—5*); *6, 7* — Haematococcus pluvialis, вегетативная клетка и апланоспоры); *8—11* — протококковые (*8* — Chlorangiopsis epizootica, молодая клетка и зооспорангий; *9* — Apiocystis brauniana; *10* — Korschikoviella gracilipes; *11* — Protosiphon botryoides).

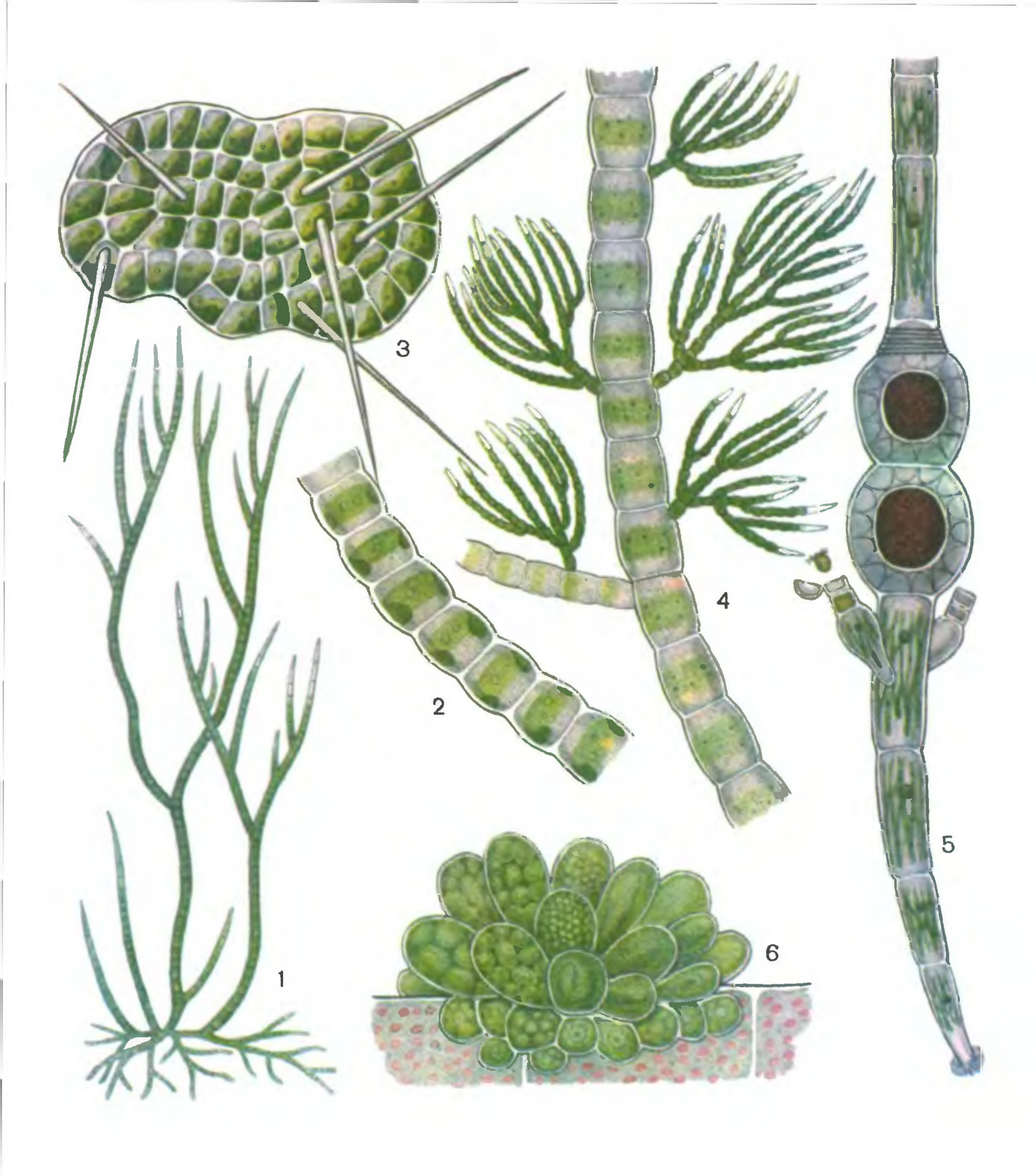


Таблица 30. **Улотриксовые водоросли:**

1 — стигеоклониум (Stigeoclonium tenue); *2* — улотрикс (Ulothrix zonata); *3* — колеохете (Coleochete scutata); *4* — драпарнальдия (Draparnaldia glomerata); *5* — эдогониум (Oedogonium stellata); *6* — прингсхеймиелла (Pringsheimiella scutata).



Таблица 31. **Улотриксовые и сифоновые водоросли:**

1 — протомонострома (Protomonostroma undulatum); *2* — энтероморфа (Enteromorpha linza); *3* — акросифония (Acrosiphonia incurva); *4* — кодиум (Codium ritteri); *5* — капсосифон (Capsosiphon groenlandicus); *6* — ульва (Ulva fenestrata); *7* — монострома (Monostroma grevillei).



Таблица 32. **Улотриксовые и сифоновые водоросли:**

1 — удотея (Udotea flabellata); *2* — ацетабулярия (Acetabularia peniculus); *3* — ульвария (Ulvaria obscura); *4* — хетоморфа (Chaetomorpha melagonium); *5* — пенициллус (Penicillus capitatus); *6* — кодиум (Codium fragile).

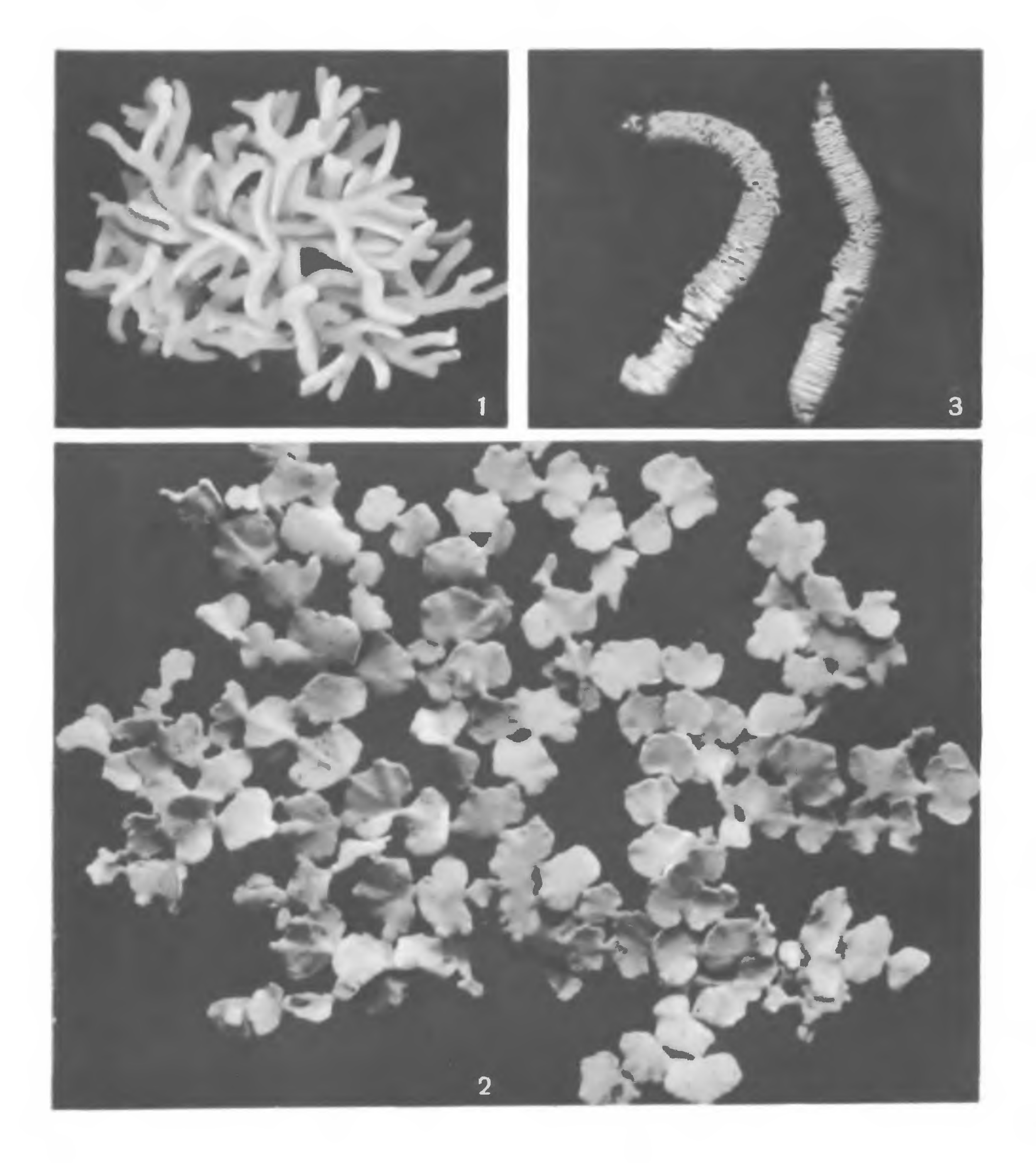


Таблица 33. **Сифоновые водоросли:**

1 — кодиум (Codium edule); *2* — халимеда (Halimeda opuntia); *3* — неомерис (Neomeris annulata).

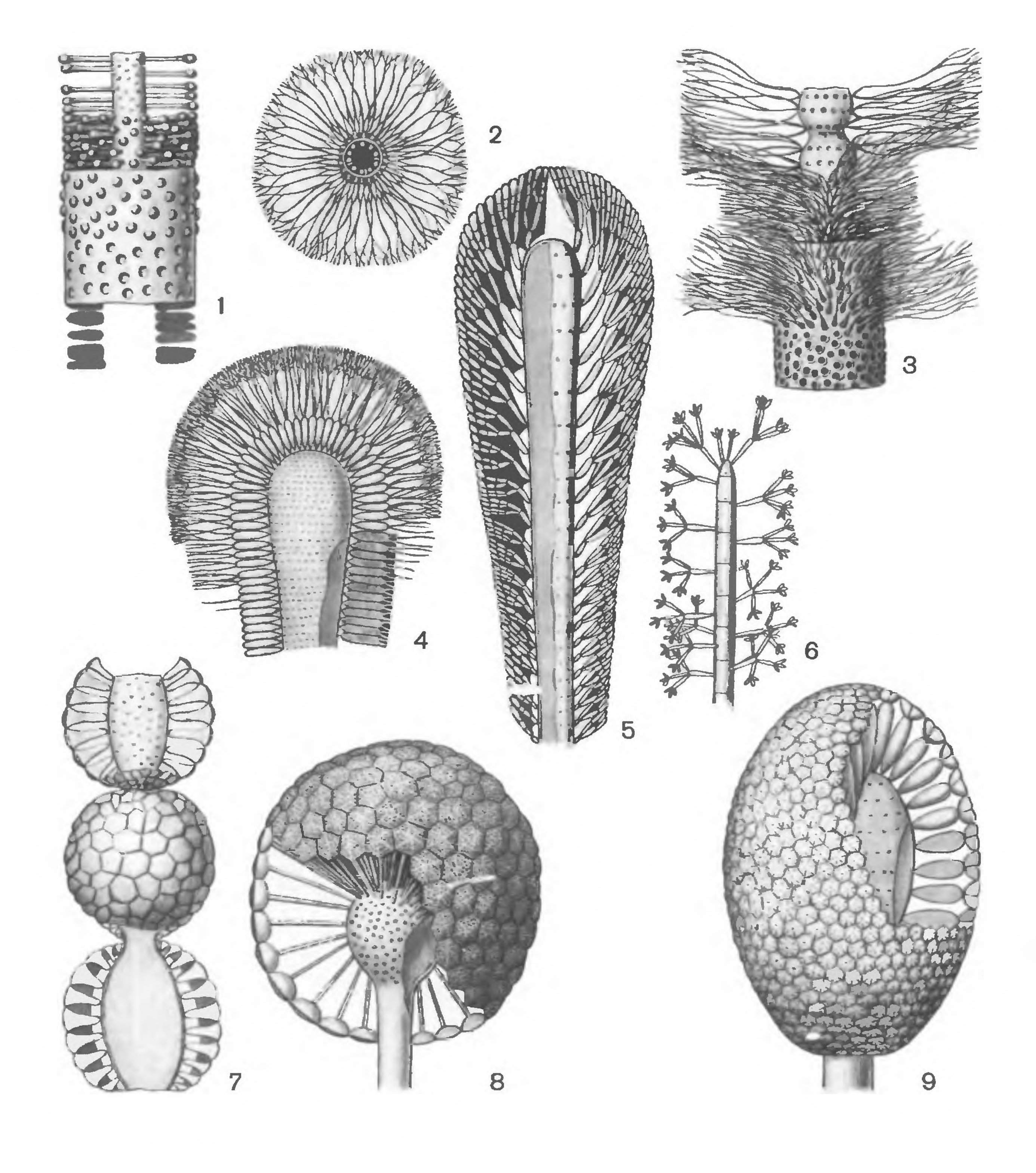


Таблица 34. **Ископаемые представители дазикладовых водорослей (реконструкция):**

1, 6 — формы с простыми или разветвленными боковыми выростами, расположенными спирально; *2, 3* — форма на поперечном и продольном срезах с мутовчатыми разветвленными боковыми выростами и с цистами, расположенными в главной оси; *4, 5* — формы с мутовчато расположенными разветвленными выростами и с цистами в выростах первого порядка на продольном срезе; *7, 8, 9* — различные формы с простыми и разветвленными выростами, образующими подобие коры.

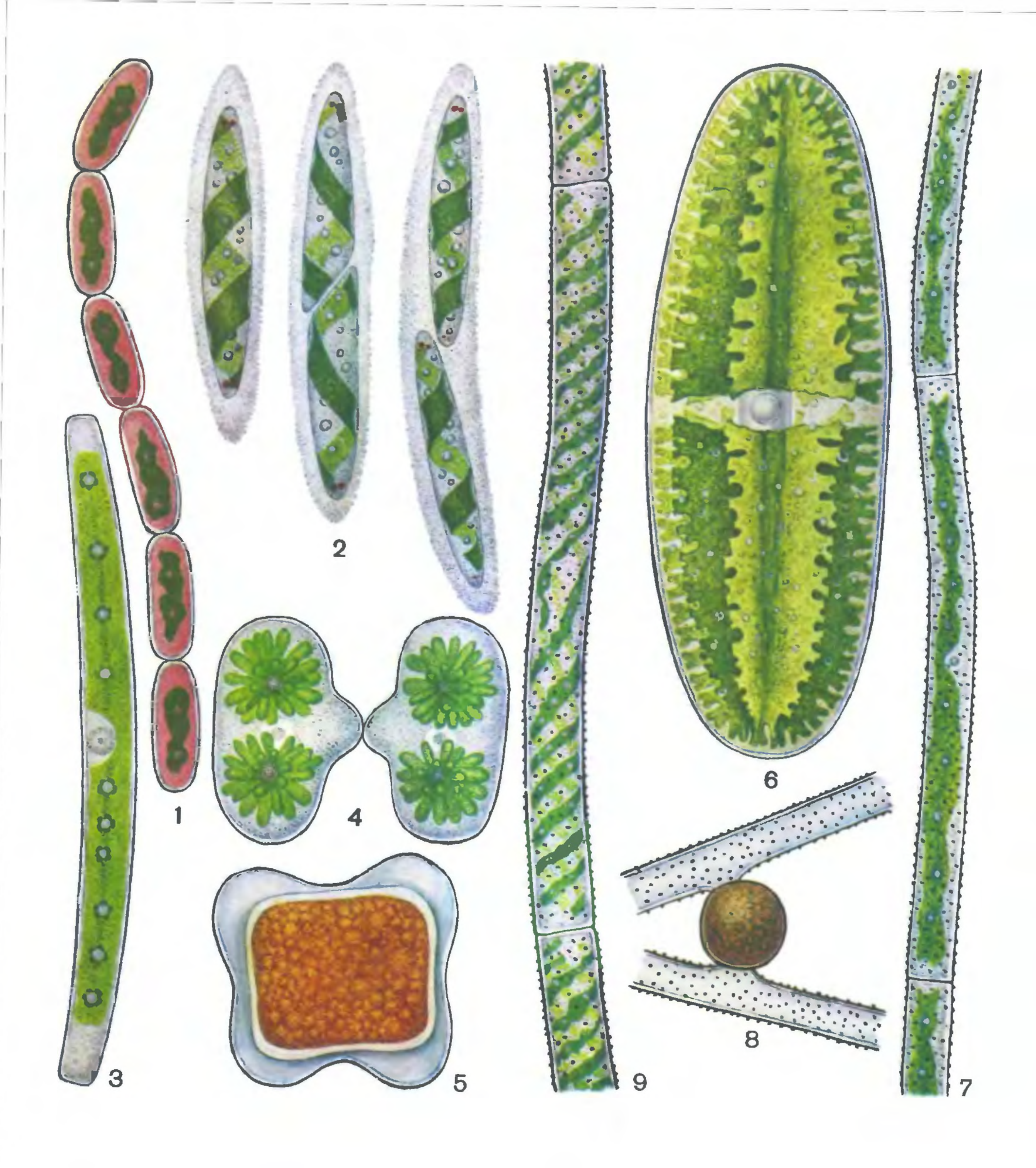


Таблица 35. **Мезотениевые и гонатозиговые водоросли:**

1 — Ancylonema nordenskioeldii, вегетативные клетки; *2* — Spirotaenia erithrocephala, последовательные стадии деления вегетативной клетки; *3* — Roya cambrica, вегетативная клетка; *4* — Cylindrocystis crassa, конъюгация; *5* — C. brebissonii, зигота; *6* — Netrium digitus, вегетативная клетка; *7, 8* — Gonatozygon monotaenium, часть нити и зигота; *9* — Genicularia spirotaenia, часть нити.

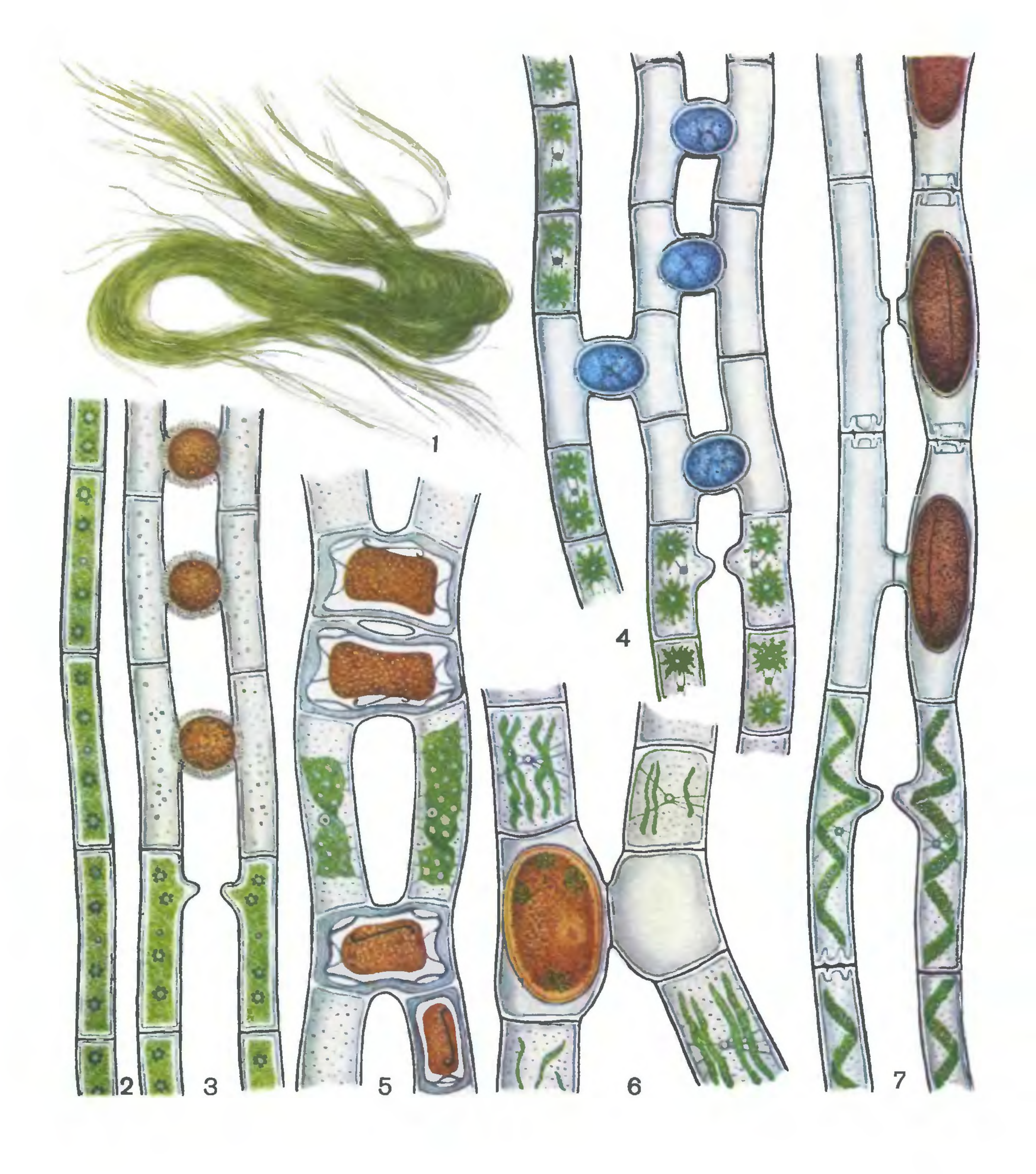


Таблица 36. **Зигнемовые водоросли:**

1 — общий вид живых нитей в натуральную величину; *2* — вегетативная нить мужоции; *3—7* — конъюгация и образование зигот у Mougeotia gelatinosa (*3*), Zygnema synadelphum (*4*), Temnogametum mayyanadense (*5*), Sirogonium megasporum (*6*), Spirogyra inflata (*7*).

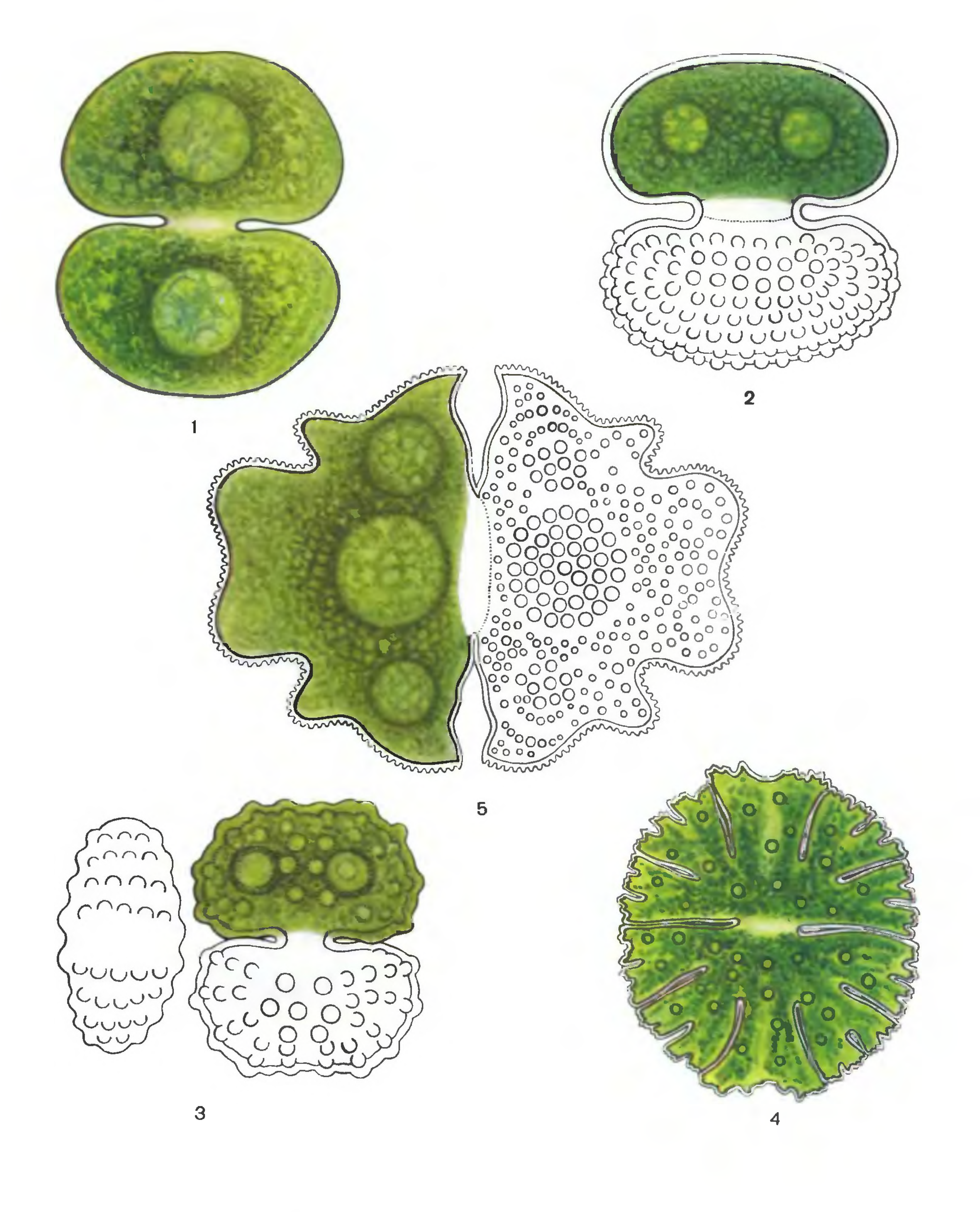


Таблица 37. **Десмидиевые водоросли:**

1 — Cosmarium subtumidum (×1350); *2* — C. reniforme (×900); *3* — C. quinarium (×900); *4* — Micrasterias conferta (×300); *5* — Euastrum verrucosum.



Таблица 38. **Харовые водоросли, части талломов и ооспоры:**

1 — Nitella mucronata; *2* — Tolypella prolifera; *3* — Nitellopsis obtusa; *4* — Chara vulgaris.



Таблица 39. **Промысловые бурые и красные водоросли:**

1 — ламинария японская (Laminaria japonica); *2* — алария съедобная (Alaria esculenta); *3* — ундария перистонадрезная (Undaria pinnatifida); *4* — гелидиум тонкий (Gelidium tenue); *5* — анфельция складчатая (Ahnfeltia plicata); *6* — филлофора жилковатая (Phyllophora nervosa).

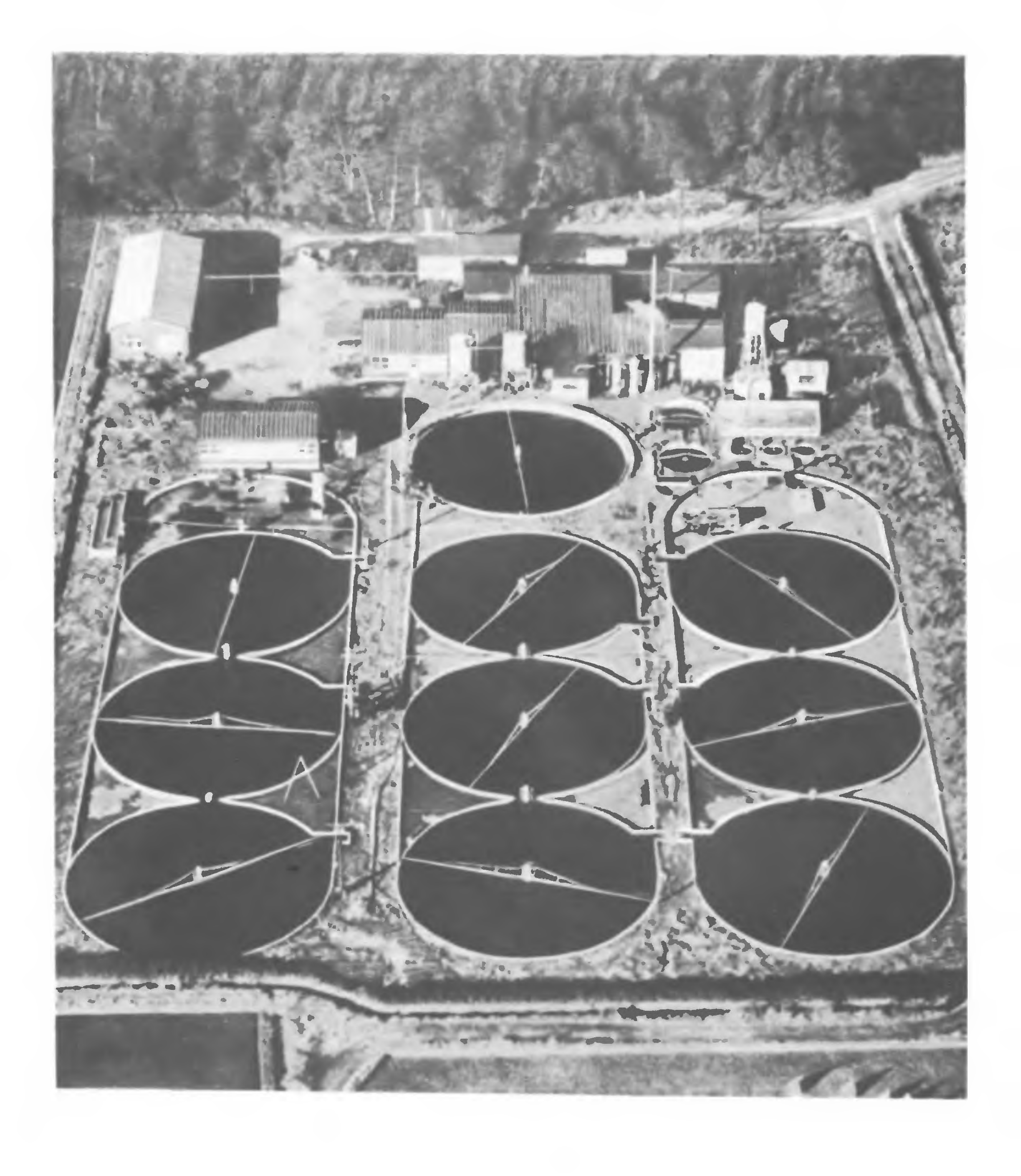


Таблица 40. **Комплекс установок для массового полупроизводственного культивирования одноклеточных водорослей (Япония).**

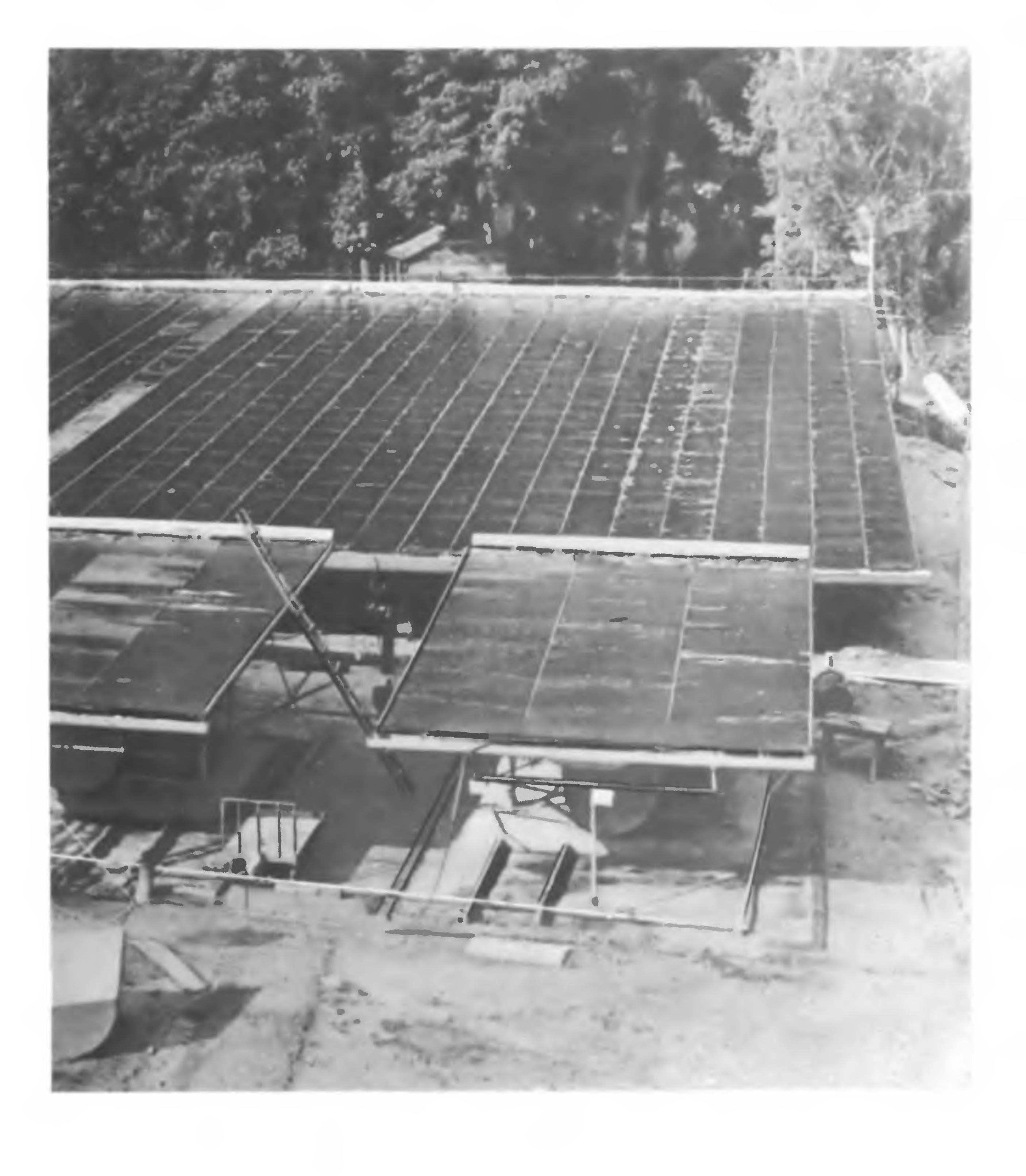


Таблица 41. **Комбинированиая установка для массового культивироваиия водорослей, размещениая иа крыше ораижереи (Чехословакия).**



Таблица 42. **Накипные** *(1,2)* **и листоватые** *(3—7)* **лишайники:**

1 — Rhizocarpon geographicum, ареолированное слоевище с темным подслоевищем; *2* — Haematomma ventosum, ареолированное слоевище; *3* — Peltigera aphthosa; *4* — Solorina crocea; *5* — Umbilicaria muehlenbergii; *6* — Hypogymnia physodes, слоевище сверху и снизу; *7* — Xanthoria parietina.

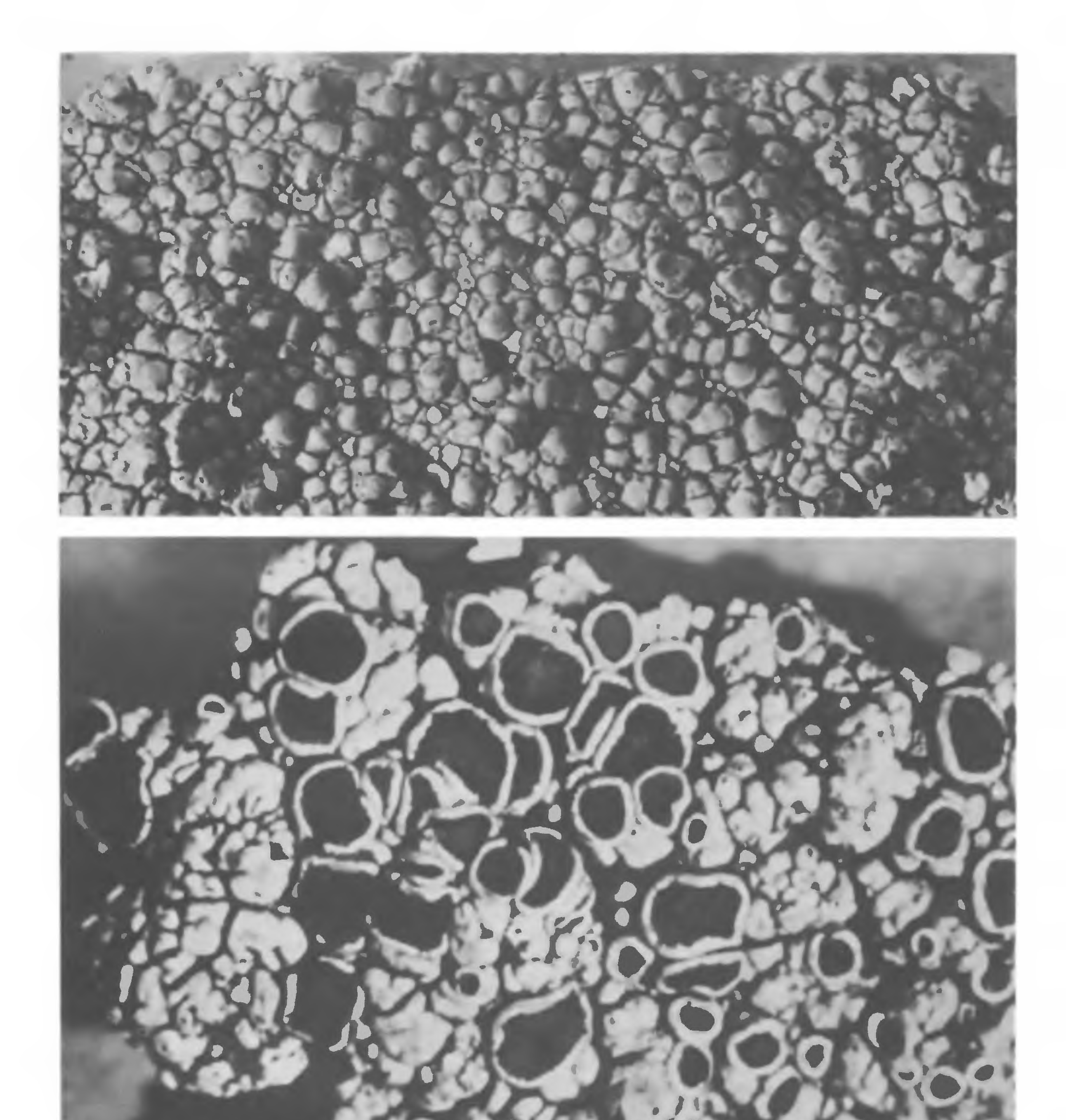


Таблица 43. **Наскальные лишайники с ареолированными слоевищами:**

вверху — Lecanora rupicola, внешний вид слоевища с апотециями; **внизу** — Lecanora frustulosa, внешний вид слоевища с апотециями.

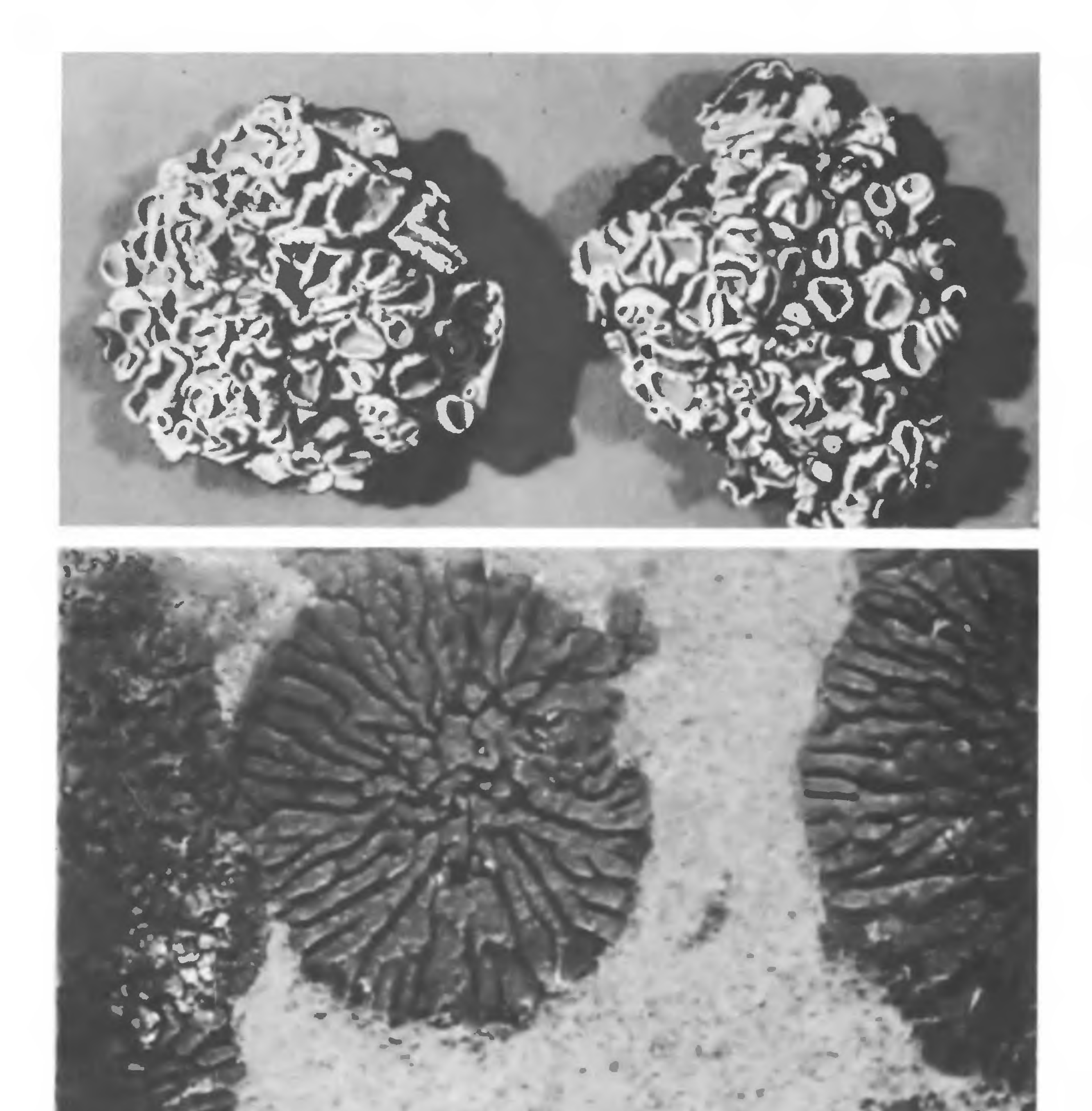


Таблица 44. **Розетковые накипные слоевища:**

вверху — арктоальпийский наскальный лишайник Placolecanora peltata, внешний вид слоевища с апотециями; **внизу** — арктический наскальный лишайник Acarospora molybdina.



Таблица 45. **Чешуйчатый напочвенный пустынный лишайиик Acarosporв reagens:**

в в е р х у — отдельная чешуйка с тяжами ризоидов, прикрепляющих ее к почве; в н и з у — внешний вид слоевища



Таблица 46. **Листоватые (вверху) и чешуйчатые (внизу) лишайники:**

вверху слева — Sticta aurata, по краям лопастей кайма ярко-желтых соралей, на нижней поверхности пятнистые ярко-желтые цифеллы; **вверху в середине** — Parmelia scortea, в центральной части темно-серые изидии; **вверху справа** — Xanthoria parietina; **внизу слева** — Psora scalaris; **внизу справа** — Psora decipiens.



Таблица 47. **Листоватые лишайники:**

1 — Lobaria pulmonaria; *2* — Cetraria richardsonii; *3* — Parmelia caperata; *4* — Sticta wrightii; *5* — Cetraria pinastri; *6* — Leptogium saturninum.



Таблица 48. **Напочвенные кустистые лишайники тундр и сосновых лесов:**

1 — Cetraria cucullata; 2 — Cladonia floerkeana; *3* — Thamnolia vermicularis; *4* — Cladonia deformis; *5* — Cetraria islandica; *6* — Cladonia alpestris.



Таблица 49. **Кустистые (*1, 2, 4, 6, 7, 8*) и листоватые (*3, 5*) лишайники:**

1 — Evernia prunastri; *2* — Stereocaulon tomentosum; *3* — Peltigera canina; *4* — Himantormia ligubris; *5* — Nephroma arcticum; *6* — Neuropogon fasciatus; *7* — Alectoria ochroleuca; *8* — Usnea longissima.

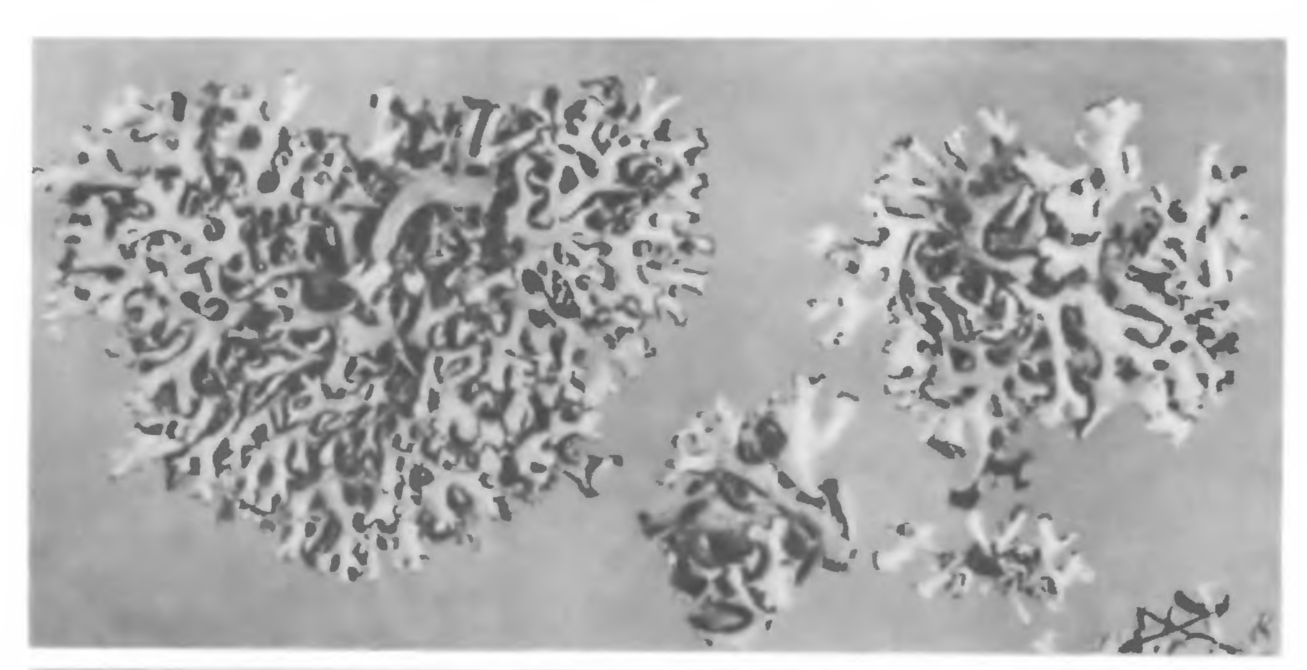


Таблица 50. **Кочующие степные лишайники (внешний вид слоевища):**
вверху — Parmelia vagans; внизу — Aspicilia esculenta.

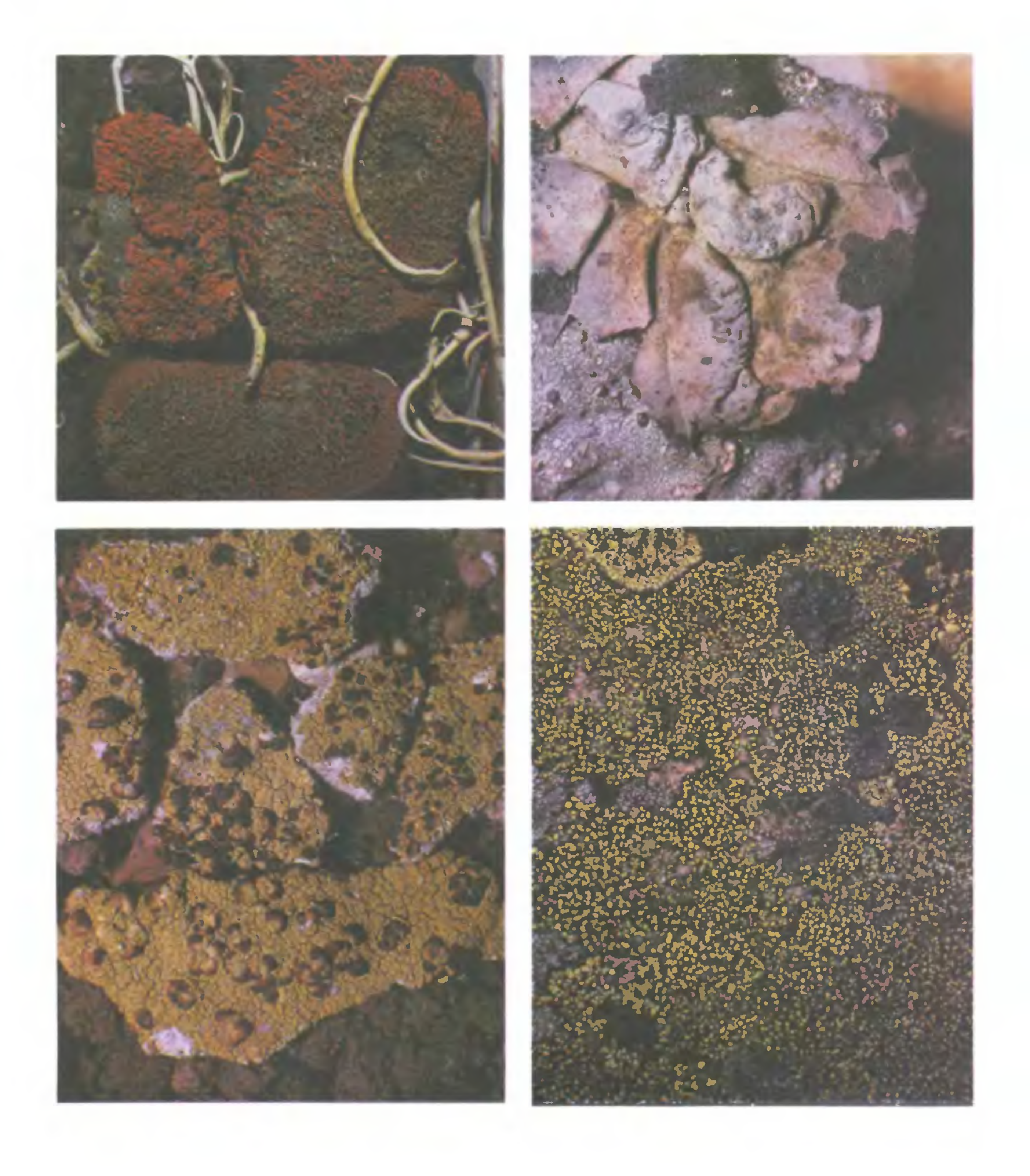


Таблица 51. **Арктоальпийские лишайники:**

вверху слева — Xanthoria elegans и Thamnolia vermicularis; вверху справа — Umbilicaria vellea на скалах; внизу слева — Haematomma ventosum; внизу справа — Rhizocarpon tinei.

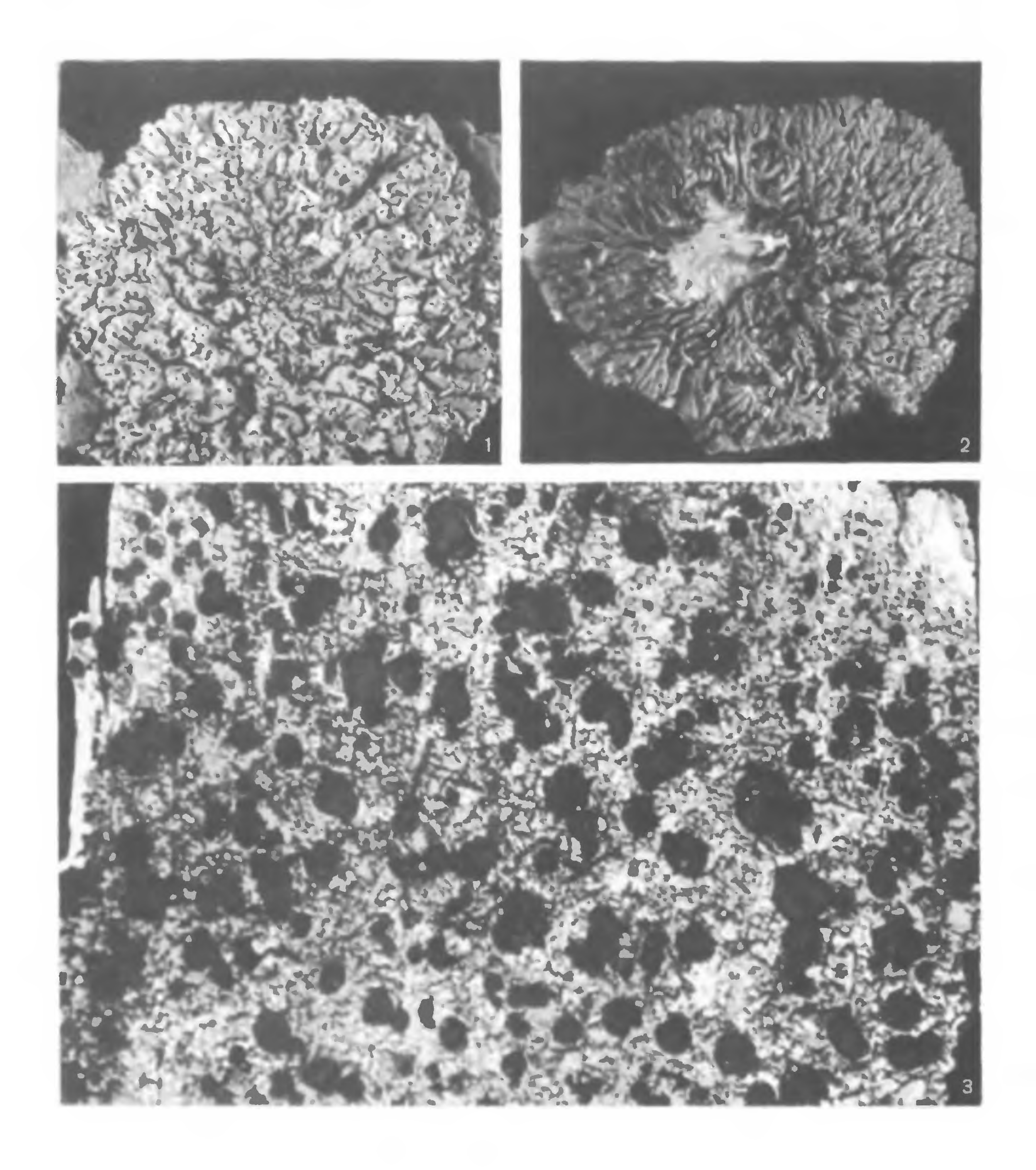


Таблица 52. **Эпифитные лишайники:**

1 — Hypogymnia physodes, внешний вид листоватого слоевища с губовидными соралями на концах лопастей; *2* — Menegazzia pertusa, внешний вид листоватого слоевища с округлыми отверстиями на поверхности; *3* — Mycoblastus sanguinarius, внешний вид накипного слоевища с лецидеевыми апотециями.

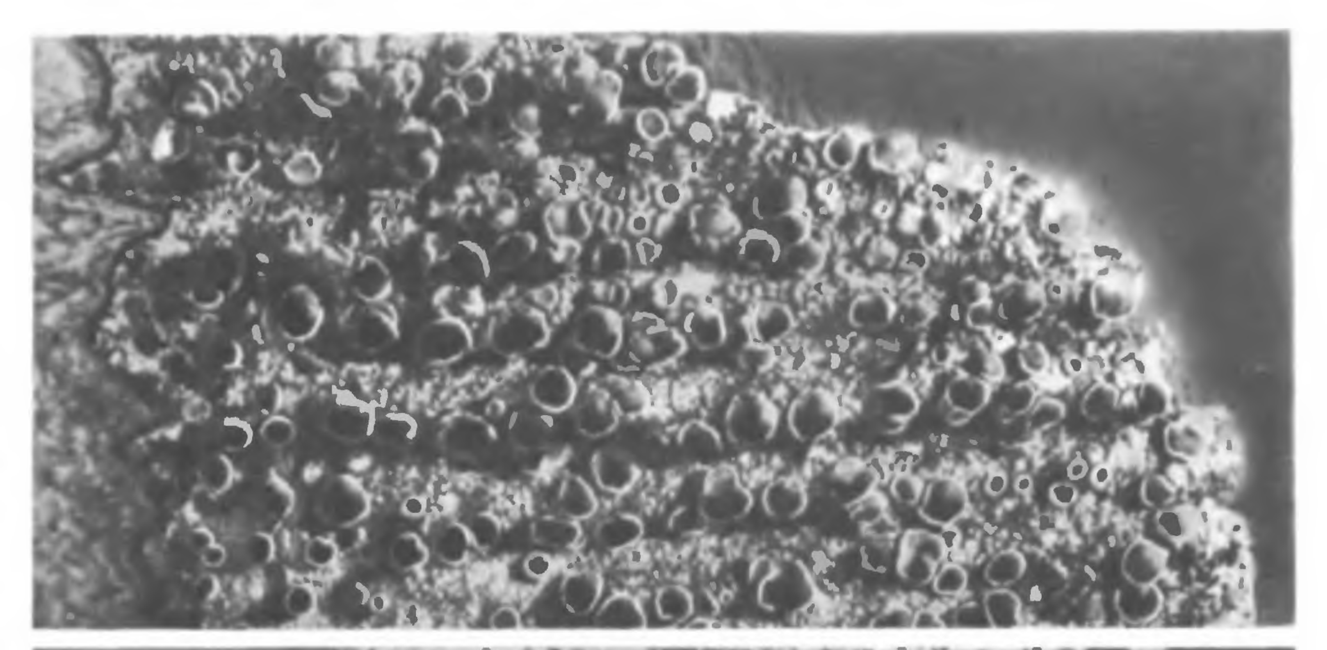


Таблица 53. **Эпифитные лишайники:**

вверху — Lecanora subfuscata, внешний вид слоевища с апотециями; внизу — Lecanora glabrata, внешний вид слоевища с апотециями.

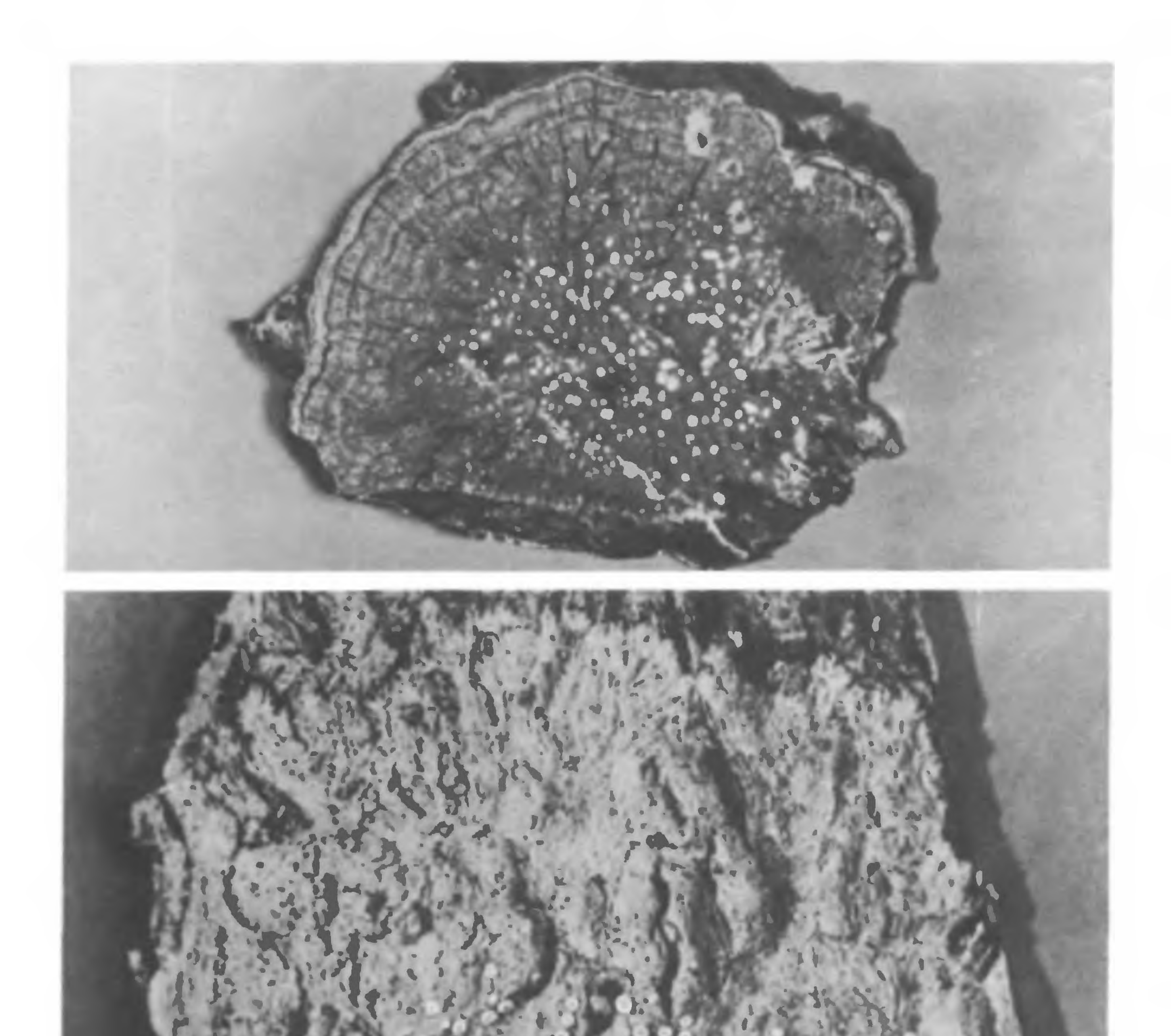


Таблица 54. **Эпифитные лишайники:**

вверху — Pertusaria globulifera, внешний вид накипного слоевища с соралями; **внизу** — Lecanora pachycheila, бахромчатый край слоевища.



Таблица 55. **Эпифитные и наскальные лишайниковые группировки:**

вверху слева — эпифитная синузия на стволе осины, образованная листоватыми лишайниками Xanthoria parietina и Physcia stellaris; вверху в середине — эпифитный кустистый лишайник Ramalina fraxinea; вверху справа — группировка на стволе дуба из Ramalina fraxinea вместе с листоватыми лишайниками Xanthoria parietina, Parmelia sulcata и Physcia hispida; внизу слева — группировка на скалах в поясе кедрового стланика, образованная листоватыми лишайниками Parmelia stenophylla и Xanthoria elegans и накипными лишайниками Lecidea, Rhizocarpon и др.; внизу справа — группировка накипных лишайников Caloplaca, Lecidea и Lecanora на скалах в горах.



Таблица 56. **Тундровые лишайники:**

вверху слева — группировка напочвенных кустистых лишайников: Cladonia alpestris, Cetraria islandica; вверху в середине — Cladonia pleurota; вверху справа — Pilophorus robustus; внизу слева — дернинка Stereocaulon; внизу справа — дернинка Alectoria ochroleuca.

